Zur Kenntnis der weiblichen Duftorgane bei Inachis io, Argynnis paphia und Gonepteryx rhamni (Lepidoptera, Nymphalidae und Pieridae)

Dem Fachbereich Biologie der Technischen Hochschule Darmstadt

zur

Erlangung der Würde eines
Doktors der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)
vorgelegte
Dissertation

eingereicht von
Helgo W. Treusch
aus Essen

Berichterstatter: Professor Dr. D.B.E. Magnus
Mitberichterstatter: Professor Dr. J.-P. Ewert

Tag der Einreichung:
Tag der mündlichen Prüfung:

Darmstadt 1971

- D 17 -

Diese Arbeit wurde im Zoologischen Institut unter Leitung von Herrn Prof. Dr. D.B.E. Magnus in der Zeit von August 1966 bis August 1971 angefertigt.

I n h a l t s v e r z e i c h n i s

Seite

I EINLEITUNG UND FRAGESTELLUNG

Im Jahr 1885 schrieb v. Dalla Torre: "Jene Organe, welche den weiblichen Geschlechtsduft verbreiten, sind, wie wir aus mannigfachen Beobachtungen schliessen können, ziemlich zahlreich." Weiter unten lesen wir: "Über die Anatomie dieser Organe ist uns wenig oder gar nichts bekannt; so viel aber steht fest, daß das Hervorstrecken der Legeröhre die Verdunstung des Riechstoffes ermöglicht."

Hierzu zitiert Freiling (1909) auch Erich Haase: "Zu den Gerüchen, welche einem Geschlechte eigentümlich sind, gehört der Lockduft der brünstigen Weibchen sowie der Reizduft der werbenden Männchen. Ersterer dringt aus der Hinterleibsöffnung hervor und lockt die Männchen, besonders von Bombyciden oder Spinnern, oft aus großer Ferne an." Haase nimmt also bereits einen Männchenduft und einen Weibchenduft an. Dieser muß notwendigerweise in besonderen Organen wie Drüsen produziert werden.

Bei Hesperiden beschrieb Freiling Duftschuppen auf dem Flügelfeld oder den Flügeladern der Männchen und Weibchen. Bei anderen weiblichen Faltern konnten auf den Flügeln noch keine Duftschuppen gefunden werden. Sie scheinen bei den Weibchen, vielleicht mit Ausnahme der Hesperiden, grundsätzlich n u r im Umkreis der äußeren Geschlechtsorgane am Abdomen gelegen zu sein.

Freiling fand hier die folgenden Organe:

I. Zu Duftorganen umgewandelte Schuppen- oder Borstenkomplexe:

a) das Duftbüschel von Gonepteryx rhamni
b) die Duftbüschel von Euploea asela

c) das paarige Duftbüschel von Stilpnotia salicis
d) der Afterschopf von Thaumetopoea pinivora

II. Zu Dufteinrichtungen umgewandelte Hautduplikaturen zwischen dem 8. und 9. Abdominalsegment:

a) die dorsal gelegene Duftfalte von Orgyia antiqua
b) die Sacculi laterales von Bombyx mori

Nach Urbahn (1913) entdeckte v. Siebold bereits 1837 bei Pieris brassicae, Lycaena arion u. a. "ein ebenfalls paariges, symmetrisches, oft gefärbtes Absonderungsorgan, welches als unterster Anhang sich kurz vor dem Ausgang der Scheide in diese öffnet und einen Saft ergießt, der vielleicht zum Anlocken der Männchen dienen mag". Diese Drüsen gerieten in der Folgezeit in Vergessenheit und wurden erst Ende des 19. Jahrhunderts wieder als G l a n d u l a e o d o r i f e r a e bekannt.

Urbahn beschrieb 1913 noch eine Anzahl vermutlicher Dufteinrichtungen bei weiblichen Lepidopteren, doch fehlt bisher der sichere Nachweis für ihre Funktion als Sexualduftdrüsen.

Barth konnte 1937 für den weiblichen Pyraliden Plodia interpunctella eindeutig nachweisen, daß sein Sexualduft ein Riechstoff ist, der beim Männchen immer Erregung hervorruft.

In neuerer Zeit gelang es Butenandt (1955), aus den Sacculi laterales Hunderttausender von Seidenspinnerweibchen (Bombyx mori) genügend Sexualduftstoff zu isolieren, um seine chemische Struktur aufzuklären und ihn synthetisch herzustellen.

Wie dieser kurze Rückblick über die Geschichte der Untersuchungen des Sexualduftes bei Lepidopterenweibchen zeigt, wurden nahezu sämtliche Arbeiten über Nachtfalter durchgeführt.

Mein verehrter Lehrer, Herr Prof. Dr. D. Magnus, wies jedoch auf Grund seiner zahlreichen Beobachtungen und Untersuchungen am Kaisermantel Argynnis paphia L. (1950, 1958) immer wieder nach, daß nach dem "optisch ausgelösten Anflug der Männchen normalerweise der weibliche Sexualduft die nächstfolgende Handlung in Gang setzt". Auf Grund dieser Untersuchungen, der Beobachtungen von Petersen (1952, 1954), und nachdem Freiling beim Zitronenfalterweibchen Gonepteryx rhamni ein abdominales Duftbüschel fand, muß man also auch bei weiblichen Tagfaltern Dufteinrichtungen annehmen.

Meine Aufgabe war, das Vorkommen, den Bau und die Funktion derartiger weiblicher Duftorgane, über die bisher nichts oder wenig bekannt wurde, beim Tagpfauenauge Inachis io L., dem Kaisermantel Argynnis paphia L. und dem Zitronenfalter Gonepteryx rhamni L. näher zu untersuchen.

Dazu sollten zuerst Analysen des weiblichen Sexualverhaltens, insbesondere bei der Balz, durchgeführt werden, um daraus eventuell auf die Lokalisation, Wirkung und Aktivitätsphasen von Duftapparaten schließen zu können.

Herrn Prof. Dr. D.B.E. Magnus danke ich für die verständnisvolle Anleitung und die zahlreichen Anregungen während meiner Arbeit.

II MATERIAL UND METHODEN

Inachis io ist einer der häufigsten Schmetterlinge in unserem Gebiet. Im Zoologischen Institut der Technischen Hochschule Darmstadt wurde diese Art bereits fortlaufend in Gefangenschaft gezüchtet, so daß ich mir leicht eine eigene Zucht anlegen konnte. Die Tiere sind in kleinen Gazekäfigen im Zuchtschrank bei Langtag (18 Stunden Licht, 6 Stunden Dunkelheit) gehalten worden. Die Temperatur und Luftfeuchtigkeit konnte den jeweils erforderlichen Bedingungen angepaßt werden.

Die Weibchen legen kurz nach erfolgter Begattung ein pyramidenförmiges Häufchen von ca. 30 bis einigen 100 grünlichen Eiern ab. Die Regel dürften etwa 160 Stück sein. Je nach Temperatur dauert die Entwicklung 20 Tage und mehr. Nach der Puppenruhe von etwa einer Woche schlüpfen die Schmetterlinge. Die Haltung und Massenzucht der Tiere macht keine Schwierigkeiten, da die Raupen sich von den Blättern der Großen Brennessel (Urtica dioica) ernähren, die im Sommer in beliebigen Mengen aus dem Freiland zu bekommen sind. Im Winter konnten zumindest für die fortlaufende Zucht einer geringen Zahl genügend Brennesseln im Labor getrieben werden. Die Sterblichkeit der Raupen und Puppen war sehr gering. Ausfälle durch Tachinen oder Schlupfwespen waren nicht zu verzeichnen, da die Zuchträume stets geschlossen gehalten wurden. Auch Virosen traten nicht auf.

Das Verhalten von Inachis beobachtete ich in Gefangenschaft vom Frühjahr bis in den Winter hinein. Anfangs ganztägig, später nur zu bestimmten Tages-

zeiten, an denen die Balz und Kopulation regelmäßig stattfand. Im Freiland wurde das Pfauenauge im Sommer auf Waldwiesen und im Garten an Buddleia beobachtet, die es gerne anflog.

Argynnis paphia gehört ebenfalls zur Familie der Fleckenfalter (Nymphalidae). Er ist bei Darmstadt nicht sehr häufig. Die Tiere beobachtete ich in ihrem Verhalten infolgedessen nur wenig im Freien, sondern meist im geschlossenen Raum +).

Die Raupen leben von Veilchenblättern (meist Viola silvatica). Sie können über Winter jedoch auch sehr gut mit Stiefmütterchenblättern aufgezogen werden. Die Eier werden vom Argynnis-Weibchen über einige Wochen hindurch einzeln abgelegt, in der Zucht häufig am Käfigdeckel. Da die Tiere, vor allem auch die erwachsenen Schmetterlinge im Freien immer in der Nähe des Waldes (Waldrand, Lichtungen) leben, wo die Luftfeuchtigkeit recht hoch ist, müssen sie in der Zucht ebenfalls bei relativ hoher Luftfeuchte gehalten werden (Magnus 1950).

Gonepteryx rhamni aus der Familie der Weißlinge (Pieridae) war im Jahre 1968 in den Wäldern bei Darmstadt relativ häufig anzutreffen. Diese Art überwintert als Imago, um im Frühjahr nach der Kopula die Eier abzulegen. Bedingt durch das warme Wetter konnten die ersten Eiablagen in diesem Jahr bereits am 15. April festgestellt werden.

+) Herrn Prof. Dr. Magnus danke ich für die Überlassung von Zuchttieren.

In dieser Zeit wurden die Tiere im Freiland in ihrem Verhalten beobachtet und befruchtete, unbefruchtete und beim Balzflug befindliche Weibchen gefangen. Sie wurden später zum Teil zu morphologisch-histologischen Untersuchungen verwandt. Die befruchteten Zitronenfalterweibchen legten bei Einstellen von Faulbaumzweigen (Rhamnus frangula), der Futterpflanze der Raupen, alsbald an diese ihre Eier ab. Nach den Angaben von Breyer (1957) und Myers (1960) war die Aufzucht der geschlüpften Raupen leicht möglich, so daß schließlich eine größere Anzahl verschieden alter Tiere mit bekanntem Alter für Untersuchungen zur Verfügung stand.

Zur histologischen Untersuchung der Dufteinrichtungen wurden die Schmetterlinge in Ätherdämpfen abgetötet und durch Injektion von heißem (30 - 60° C) Bouin-Allen in das Abdomen fixiert. Über Methylbenzoat überführte ich die Tiere dann anfangs in Paraffin, später jedoch nur noch in Paraplast, wegen seiner besseren Schneidbarkeit bei harten Objekten. Zur Anfertigung histologischer Präparate wurden die Duftsäckchen der Argynnis-Weibchen meistens herauspräpariert, so daß die sklerotisierten Tergite und Sternite des Abdomens nicht mitgeschnitten werden mußten. Die Präparate färbte ich zunächst mit Haematoxylin nach Delafield und Weigert mit Chromotrop 2 R als Gegenfärbung. Später wurde nur noch die Azanfärbung durchgeführt, die sich für die vorliegenden Objekte sehr gut eignete.

III TAGPFAUENAUGE

1. Bedingungen zur experimentellen Auslösung der Kopulation und allgemeine Beobachtungen

Im allgemeinen sind die weiblichen Tiere im Zuchtschrank und auch im Flugkäfig recht passiv. Sie fliegen etwas umher, saugen Honigwasser und ruhen die längste Zeit am Käfigdeckel. Das für meine Untersuchungen wichtige Balz- und Kopulationsverhalten tritt nur unter optimalen Klimabedingungen auf. Diese waren für die Tagpfauenaugenbalz durch die Arbeiten von I. Lein (1969) im allgemeinen bekannt geworden. Ich habe sie für meine Untersuchungen noch etwas genauer herausgearbeitet.

Die Kurven Abb. 1 (Seite 8) zeigen den Tagesgang der Temperatur und Luftfeuchtigkeit, aufgezeichnet von einem Thermohygrographen im Zuchtschrank am 12. 9. und 13. 9. 1966. Die Temperatur fiel in der Nacht bis 3 Uhr auf 23,5° C, die relative Luftfeuchtigkeit stieg bis 4 Uhr auf 86 %, dies war bedingt durch das Ausschalten der Beleuchtung, die gleichzeitig auch die Bestrahlung der Tiere von 21 Uhr bis 3 Uhr lieferte.

Danach schaltete die Uhr wieder zwei Glühlampen ein; hierdurch stieg die Temperatur bis 11 Uhr morgens auf fast 28° C, die Luftfeuchtigkeit fiel auf 70 %. Von 11 bis 13 Uhr wurde eine dritte Glühlampe eingeschaltet, die vor allem die Strahlungswärme erhöhte; die Temperatur erreichte bis 13 Uhr 30,2° C, die Luftfeuchtigkeit fiel auf ca. 58 %. Durch das Ausschalten der dritten Lampe fiel die Temperatur wieder auf 28° C ab. Sie wurde von 14 bis 15 Uhr nochmals eingeschaltet, so daß von 13^{30} Uhr bis etwa 16 Uhr eine schwankende Temperatur zwischen 28° C und 29° C bestand. Die Luftfeuchtigkeit schwankte zwischen 57 % und 62 %.

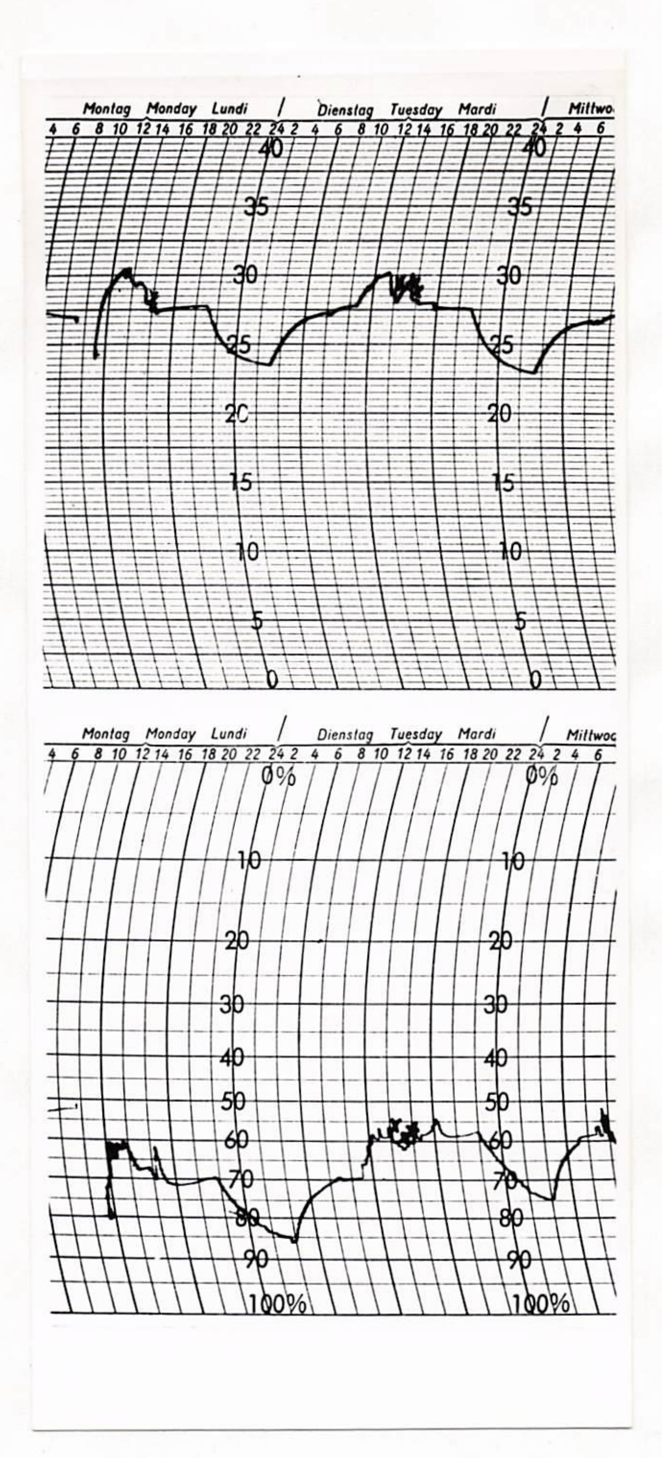


Abb. 1

Tagesgang von Temperatur und Luftfeuchtigkeit am 12. 9. und 13. 9. 1966 im Schmetterlingszuchtschrank. - Die Kreuze geben den Zeitpunkt der jeweiligen Kopulation an.

Unter obigen Bedingungen war immer eine Balz- und Kopulationsrate innerhalb weniger Tage von 80 - 100 % zu erhalten, vorausgesetzt, daß die weiblichen und männlichen Tagpfauenaugen in einem bestimmten Altersverhältnis zueinander standen. So setzte ich beispielsweise am 12. 9. 1966 in einem Gazekäfig im Zuchtschrank drei Weibchen im Alter von 1,5 bis 2 Tagen mit fünf Männchen im Alter von 2,5 bis 3 Tagen zusammen. Am 13. 9. kopulierten sämtliche drei Weibchen zwischen 14 und 16 Uhr.

Um also möglichst alle Weibchen in Kopulationsstimmung zu bringen, muß der Tagesgang der Temperatur und Luftfeuchtigkeit, wie er für den 13. 9. als Beispiel geschildert wurde, alle 24 Stunden wiederholt werden. Die Weibchen müssen möglichst 2,5 bis 3,5 Tage alt sein, die Männchen einen Tag älter.

Die Kopula kann 1 bis 4 Stunden dauern. Sehr oft bebalzten sich Männchen gegenseitig und machten Kopulationsversuche, bedingt durch das starke Absinken ihrer Reizschwelle in Gefangenschaft. Gelegentlich packten die Männchen mit ihren Harpagonen die Weibchen auch dorsal etwa am 7. Segment und verweilten in dieser Stellung oft einige Stunden. In einem Fall konnte ich nach 2,5 Stunden beim Männchen den Austritt eines Sekrettropfens beobachten.

Um festzustellen, wie lange ein Inachis-Weibchen für Männchen noch attraktiv ist, bzw. in welchem Alter bei einer Kopulation die Eier noch befruchtet werden können, wurden verschieden alte Weibchen zu jungen Männchen gesetzt. Es ergab sich, daß 11 Tage alte Weibchen nach der Kopulation noch

eine gutgeformte Pyramide aus befruchteten Eiern absetzten. Auch mit 50 und 57 Tage alten Weibchen kopulierten die Männchen noch; jedoch wurden die Eier danach verstreut abgelegt und begannen bald zu schimmeln. Sie waren also offensichtlich nicht befruchtet.

2. Verhalten der Weibchen gegenüber arteigenen Männchen

Nachdem es gelungen war, die Kopulationen und die vorausgehenden Balzen durch die oben geschilderten Kleinklimabedingungen in Gefangenschaft regelmäßig auszulösen, hatte ich hier die Möglichkeit, bei einer Vielzahl von Weibchen das Verhalten gegenüber balzenden Männchen zu beobachten. Die Flugbalz blieb dabei ganz unberücksichtigt, da sie bei gefangenen Tieren nur schwer auszulösen ist und für meine spezielle Fragestellung weniger wichtig war. Sie wurde inzwischen im Rahmen einer anderen Untersuchung (Lein Diss. unv.) analysiert.

Ich konnte vier verschiedene Verhaltensweisen der Weibchen auf sich nähernde Männchen beobachten:

a) Das Weibchen ist noch zu jung oder aus einem anderen Grund noch nicht kopulationsbereit, etwa weil das Erregungsniveau noch zu niedrig ist. In diesem Fall klappt es plötzlich die Flügel auseinander, wenn ein Männchen es bebalzt, etwa in der Art der Abschreckbewegung gegenüber Feinden. Die Balz des Männchens geschieht zunächst durch Flügelschlagen oder schwirrende Bewegungen der Flügel, wobei vermutlich dem Weibchen Duft zugefächelt wird. Dann mechanisch durch Beklopfen der Weibchenflügel mit den Fühlern und Betreten mit dem mittleren Beinpaar. Läßt das Männchen nach der Abwehrbewegung des Weibchens nicht von ihm ab, so fliegt letzteres sprungartig weg und verschwindet so aus dem Bereich des Männchens.

b) Das Weibchen ist zwar etwas erregt, aber noch nicht kopulationsbereit. Dann läuft es langsam an der Käfigwand entlang und bewegt manchmal leicht die Flügel etwas nach außen (nicht klappend). Das erregte Männchen verfolgt es, indem es seine Flügel betritt und Kopulationsversuche macht. Nach kurzer Zeit läßt das Männchen von dem Weibchen ab oder dieses entzieht sich ihm durch Wegfliegen.

c) Nach einiger Zeit, meist 1 bis 3 Stunden, hat das Weibchen, mechanisch und chemisch vom Männchen gereizt, das Kopulationsniveau erreicht. Es sitzt dann in den meisten Fällen still. Die Flügel sind geschlossen. Nähert sich ein erregtes Männchen, so wehrt sich dieses Weibchen nicht, sondern läßt es, das dann oft nochmals Flügel betritt, kopulieren. Hierbei schiebt das Männchen sein Abdomen von seitlich unten zwischen die Flügel des Weibchens bis zur Kopulationsöffnung und packt dann mit den Harpagonen zu, wobei es oft noch einige Male nachfaßt.

d) Das Weibchen ist sehr erregt. Das Kopulationsniveau ist schon eine Weile erreicht. In diesem Fall kann es geschehen, daß es die Flügel etwas spreizt, maximal 3 mm, wenn ein Männchen zu kopulieren versucht. Dieses geringe "Entgegenkommen" des Weibchens konnte ich aber nur selten feststellen.

3. Glandulae odoriferae

Aus dem Verhalten der Männchen bei der Balz war zu schließen, daß von der Abdomenspitze der Weibchen aus Duft an die Umgebung abgegeben wird, auf den das Männchen reagiert. Besondere Einrichtungen hierfür konnte ich jedoch äußerlich nicht finden.

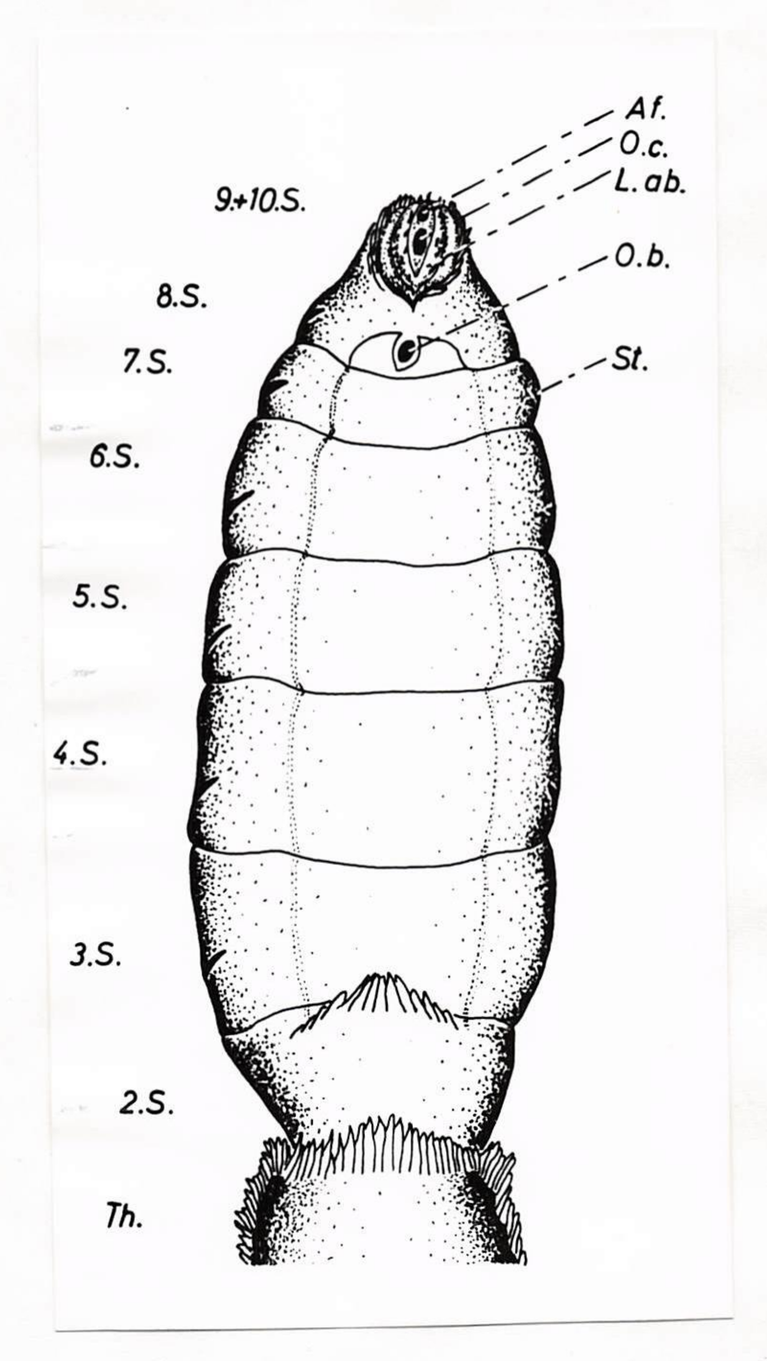


Abb. 2

Inachis io, Weibchen. Abdomen ventral. Beschuppung nur angedeutet. Vergr. 9 : 1

Nahezu alle Lepidopteren-Weibchen besitzen zwei Geschlechtsöffnungen (Abb. 2). Das Ostium bursae ist der Eingang für das männliche Sperma, das über die Bursa copulatrix und den Ductus seminalis zum Receptaculum seminis gelangt. Von hier aus befruchtet es die im Oviductus communis vorbeiwandernden Eier. Dieser mündet dicht unterhalb des Afters nach außen. Da auf Grund von Verhaltensbeobachtungen der Männchen nicht festzustellen war, aus welcher Öffnung Duft entströmte, untersuchte ich Schnittserien der letzten Segmente.

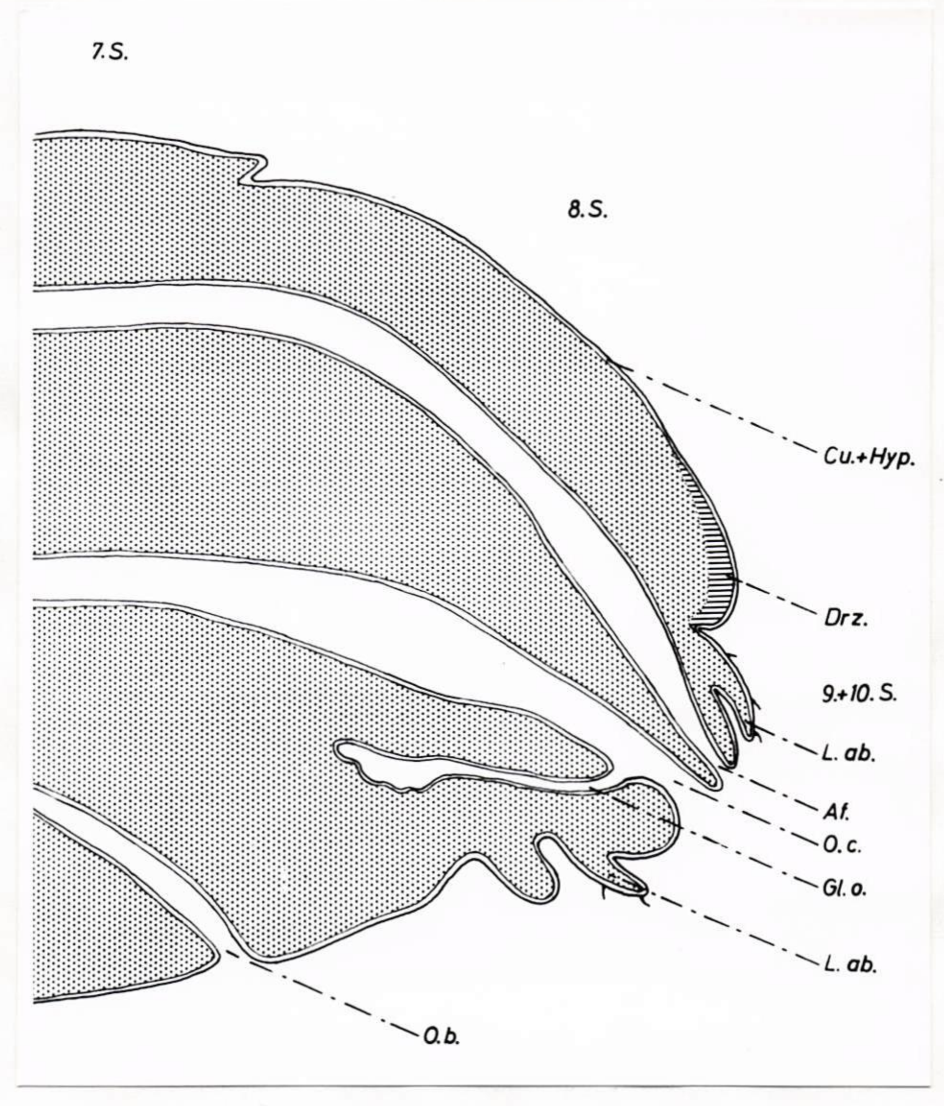


Abb. 3

Inachis io, Weibchen. Schematischer Sagittalschnitt durch die mittlere Region der Abdomenspitze. Vergr. 29 : 1

Es zeigte sich, daß der Gang zur Bursa copulatrix sehr einfach gebaut ist und keinerlei drüsige Zellen oder Anhänge besitzt. Am Ende des Abdomens der Weibchen fand ich jedoch im histologischen Präparat einen Kanal, dessen Anfang drüsig ausgebildet ist (Abb. 4). Er mündet ventral kurz vor dem Ende des Oviductus communis in diesen. Der schematische Sagittalschnitt (Abb. 3) durch die Abdomenmitte eines Inachis io-Weibchens zeigt ihn (Gl.o.) und die Ausmündung von Darm (Af.), Oviductus communis (O.c.) und Ostium bursae (O.b.).



Abb. 4

Inachis io, schlüpfreife weibliche Puppe.
Ausschnitt aus Sagittalschnitt. Ganz am ventralen Ende des Oviductus communis münden die Glandulae odoriferae (Pfeil). Vergr. 120 : 1

Querschnitte ergaben, daß er sich in zwei Äste gabelt (Abb. 5, 6).



Abb. 5

Inachis io, Weibchen, 7,5 Tage alt. Glandulae odoriferae kurz vor der Verzweigung. Vergr. 200 : 1



Abb. 6

Inachis io, Weibchen, 7,5 Tage alt. Glandulae odoriferae kurz nach der Verzweigung. Vergr. 200 : 1

Diese zwei Äste des sich gabelnden Kanales sind die sogenannten "Glandulae odoriferae". Als solche werden sie einige Male in der Literatur erwähnt. Allerdings fand ich diese Veröffentlichungen erst am Ende meiner Untersuchungen. So zitiert Ernst Urbahn (1913) aus einer Veröffentlichung von v. Siebold aus dem Jahre 1837 über "die Spermatozoen der wirbellosen Tiere": "Man muß vier verschiedene Arten von Anhängen des Eiganges und der Scheide unterscheiden, nämlich:

1. einen immer unpaarigen Behälter, der bei der Begattung das männliche Zeugungsglied aufnimmt;
2. ein ungepaartes, in seltenen Fällen paariges Organ, das zur Aufnahme des männlichen Samens dient;
3. ein gepaartes symmetrisches Absonderungsorgan, welches wahrscheinlich die durch die Scheide schlüpfenden Eier mit einer klebrigen Feuchtigkeit überzieht;
4. ein ebenfalls paariges, symmetrisches, oft gefärbtes Absonderungsorgan, welches als unterster Anhang sich kurz vor dem Ausgang der Scheide in diese öffnet und einen Saft ergießt, der vielleicht zum Anlocken der Männchen dienen mag."

v. Siebold hält es hiernach also für möglich, daß das Sekret die Männchen anlocken könnte. Daß Sekret abgegeben wird, steht infolge der drüsigen Struktur der Wandzellen außer Zweifel. Ich halte die Glandulae odoriferae auch auf Grund ihrer Lage und der Reaktionen der männlichen Schmetterlinge durchaus für ein weibliches Duftorgan. Ob ihr Duft jedoch die Männchen anlockt, ihr Kopulationsniveau steigert, ihnen nur zeigt, daß ein arteigenes Weibchen

in der Nähe ist, oder alles zusammen, müssen weitere Untersuchungen bei anderen Lepidopteren-Gattungen und -Arten mit besser analysierbarem Verhalten ergeben.

4. Epidermales Duftdrüsenfeld

Auf der Suche nach Duftdrüsen fand ich beim Tagpfauenauge ein weiteres Gebiet, das offensichtlich aus Drüsenzellen besteht. Es befindet sich am Anfang der Intersegmentalhaut zwischen dem vorletzten (8.) und letzten (9. + 10.) Segment und zieht sich über ihre ganze Dorsalseite hin. Der schematische Sagittalschnitt Abb. 3 zeigt dieses Gebiet schraffiert. Hier wurde das Abdomen etwas ausgestreckt, so daß das letzte verschmolzene Segment gut sichtbar wird. Im Normalzustand ist es in das 8. Segment zurückgezogen und der dorsale Teil der Intersegmentalfalte mit dem Duftfeld bildet das Ende des Abdomens. Das Gebiet liegt also an einer besonders exponierten Stelle. Abb. 7 zeigt den dorsalen Teil der Intersegmentalfalte zwischen dem 8. und 9. + 10. Segment mit dem Duftfeld.

Das Chitin der Intersegmentalhaut färbt sich bei der Azanfärbung hellblau. Es stellt die Endocuticula dar und ist also sehr weich. So wird das Diffundieren des Duftsekretes trotz der relativen Stärke der Cuticula sehr begünstigt, besonders, wenn das Schmetterlingsweibchen mit seiner Abdomenspitze pumpende Bewegungen macht, wobei die Haut gedehnt wird. Die gleichzeitige Bewegung des Duftfeldes fördert außerdem die Verdunstung des Sekrets. Auf der Außenseite ist die Intersegmentalhaut etwas gefältelt und besitzt viele zapfenartige Erhöhungen.

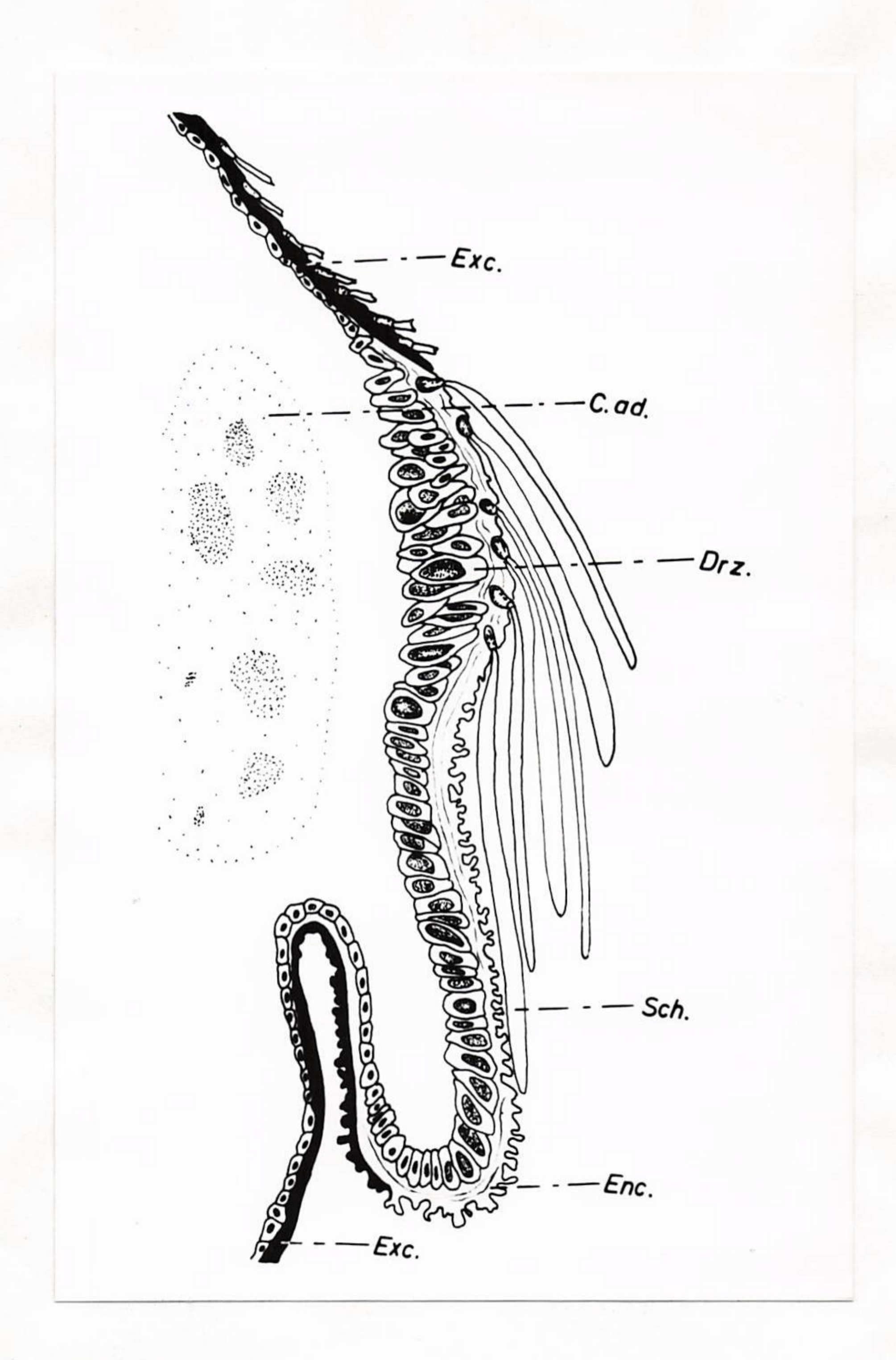


Abb. 7

Inachis io, Weibchen. Gebiet der Drüsenzellen längs geschnitten mit Übergängen zu normaler Epidermis. Vergr. 300 : 1

Die Drüsenzellen (Abb. 8, 9) gehen aus den Epithelzellen hervor. Sie sind hochzylindrisch gebaut und besitzen große, stark granulierte Kerne. Sie sind n u r in der Intersegmentalhaut ausgebildet und gehen unter dem Tergit des 8. Segmentes in kleine, normal gebaute Zellen über.

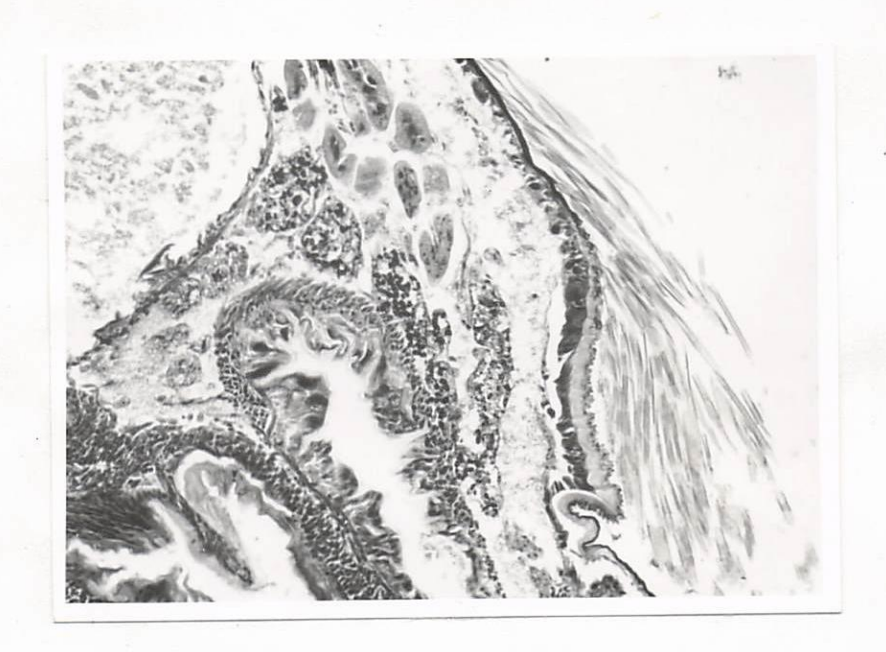


Abb. 8

Inachis io, schlüpfreife weibliche Puppe. Ausschnitt aus Sagittalschnitt. Rechts hypodermales Drüsenfeld, in der Mitte unten wurde der Darm angeschnitten und links unten der Oviductus communis. Vergr. 120 : 1

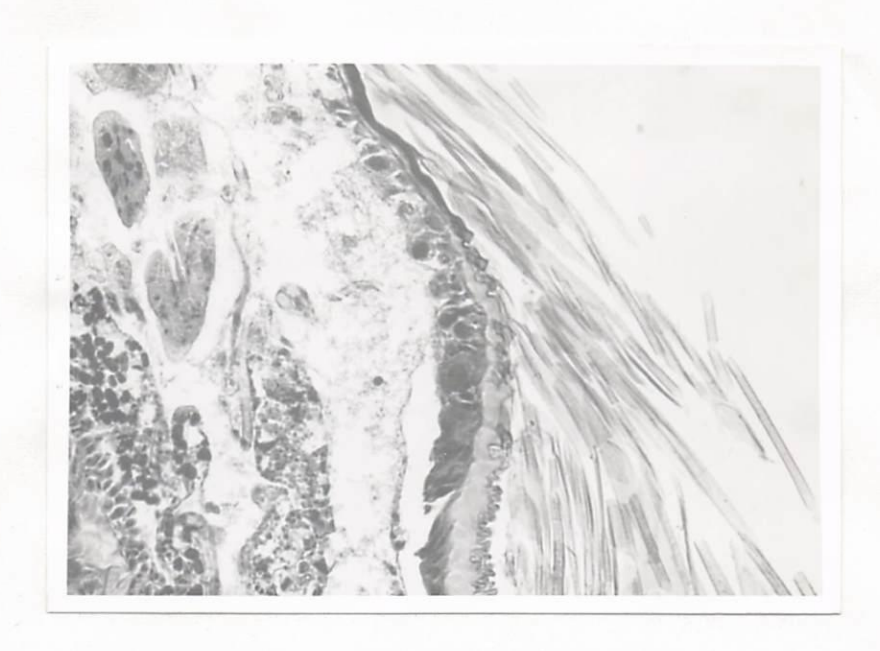


Abb. 9

Inachis io, schlüpfreife weibliche Puppe.
Übergang von normalen zu drüsigen Hypodermiszellen.
An dieser Stelle endet auch die Exocuticula (dunkel)
und nur die Endocuticula (hell) schließt das Drüsenfeld nach außen ab. Vergr. 250 : 1

IV KAISERMANTEL

1. Sexualduftapparat der Männchen

Zum Verständnis des Verhaltens der Weibchen sei zuerst auf die männlichen Dufteinrichtungen eingegangen:

Barth (1944) untersuchte die schwarz-beschuppten mittleren Teile einiger Adern des männlichen Vorderflügels und beschrieb sie als Sexualduftapparat. Sie fielen schon früher auf, da die Weibchen der Argynnis-Arten diese schwarzen Striche auf der Flügeloberseite nicht besitzen, sondern nur unregelmäßig verteilte Flecken. Er fand, daß sechs Adern des männlichen Vorderflügels über bestimmte Stecken von Duftschuppen begleitet sind, und zwar sind es die Adern: $Medialis_{1-3}$, $Cubitalis_{1-2}$ und die $Analis_1$. Abb. 10 läßt diese Duftschuppengebiete deutlich erkennen.



Abb. 10

Argynnis paphia, Männchen. Dahinter erregtes Weibchen. - M = Medialis, Cu = Cubitalis, An = Analis. Die dachartige Deckschuppenreihe des Duftwulstes der Cu_2 ist deutlich zu erkennen. Vergr. 1,4 = 1

Nach Barth stehen auf der M_1 und M_2 nur sehr wenige Duftschuppen, auf dem Feld der M_3 schon etwas mehr. Dagegen sind sie auf demjenigen der Cu_1 und An_1 in ungeheuer großer Zahl vorhanden. Die Duftschuppen der $Cubitalis_2$ stehen in einer rinnenartigen Vertiefung des Flügels. Sie werden von besonders gestalteten Deckschuppen dachartig überdeckt.

Die Duftschuppen bestehen aus Faserrandschuppen, Federbuschschuppen und Fächerschuppen. Die wenigen einzelstehenden Schuppen verdunsten laufend Sekret in geringem Maße. Diejenigen des geschlossenen Duftapparates der Cu_2 jedoch bilden mit ihren zerfaserten Spitzen eine dichte Filzschicht, in der das aus den Poren der Fasern austretende Sekret wie in einem Schwamm in dem bei Ruhe des Schmetterlings windstillen Raum unter den Deckschuppen festgehalten wird. Fliegt das Argynnis paphia-Männchen, so wird das Dach der Deckschuppen im Giebel vom Luftstrom geöffnet und Luftstrudel verbreiten das Duftsekret, das sich in dem "Schuppenschwamm" stark anreichern konnte, sehr konzentriert.

Die Abb. 11 von Barth stellt einen schematischen Querschnitt durch den Duftwulst auf der $Cubitalis_2$ bei Argynnis paphia-Männchen dar. Magnus (1950,1958) postulierte, daß nicht nur durch den Flug, wie Barth meinte, sondern auch durch eine starke Sog- oder Druckwirkung der Duft freigesetzt werden müßte. Genau diese Beobachtung habe ich auch machen können. Die Männchen hatten im engen Gazekäfig gar keine Möglichkeit, richtig zu fliegen. Auch durch einfaches Auf- und Zuklappen müssen sich die Deckschuppen des Duftapparates beim Männchen öffnen können und

sehr viel Duft freisetzen. Nur so sind meine anschließenden Beobachtungen beim Weibchen zu erklären.

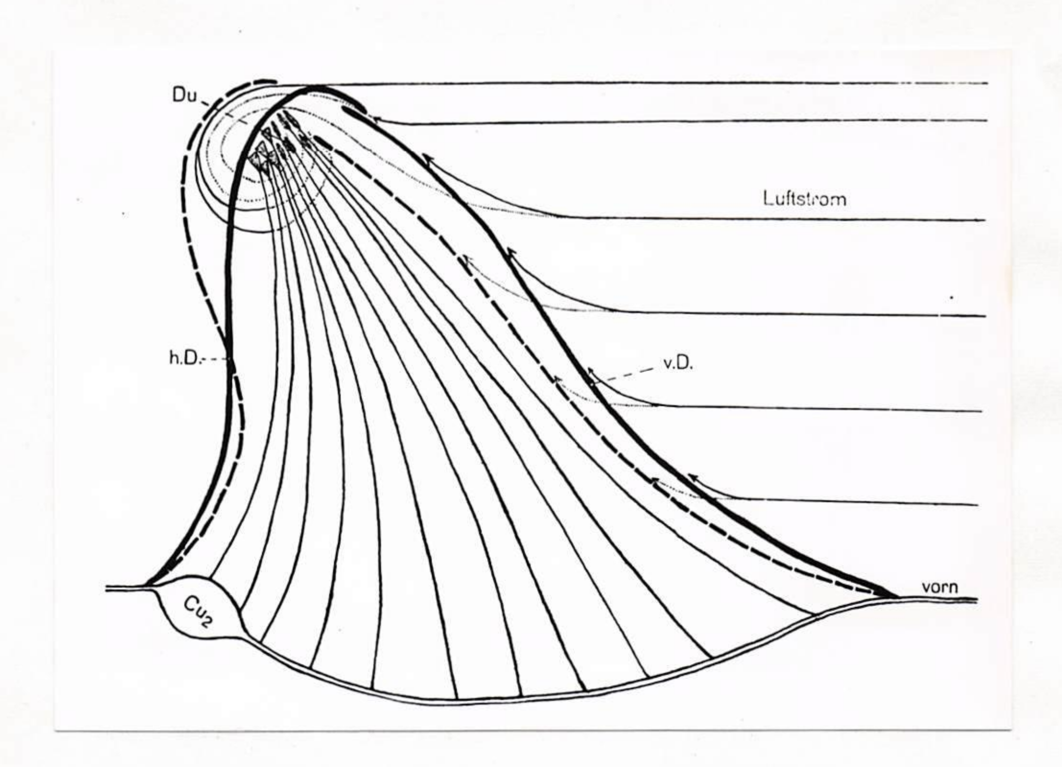


Abb. 11

Argynnis paphia, Männchen.
Querschnitt durch Duftwulst, aus:
R. Barth: Die männlichen Duftorgane einiger Argynnis-Arten

2. Verhalten der Weibchen gegenüber arteigenen Männchen

Das Balzverhalten des Kaisermantels im Freiland wurde sehr gut von Magnus (1950, 1958) analysiert. Er stellte dabei eine Flug- und eine Bodenbalzphase fest und außerdem, daß die Flugbalz unterbleiben kann. Daher sind auch Kopulationen in fortlaufender Gefangenschaftszucht über viele Generationen in kleinen Gazekäfigen, die keine Flugbalzphase zulassen, möglich gewesen. Ich beobachtete das Balzverhalten der Tiere ausschließlich in kleinen Zuchtkäfigen, die ich in der Wohnung bei einer Temperatur von ca. 25° C stehen hatte. Die Deckenbeleuchtung von 240 Watt sorgte für ausreichendes Licht. Da ich von meinen Beobachtungen an Tagpfauenaugen wußte, daß die Weibchen ca. 2,5 Tage nach dem Schlüpfen, die Männchen nach etwa 3 Tagen sexuell besonders aktiv werden, setzte ich jeweils nur Tiere im entsprechenden Alter zusammen.

Die Weibchen fliegen im Käfig kaum. In der Regel wandern oder sitzen sie still am Käfigdeckel. Hierbei sind die Flügel zusammengelegt. Das Abdomen hängt infolge seines Eigengewichtes herab (Abb. 12 S. 29). Die Männchen sind sehr viel aktiver. Flattert nun ein Männchen umher oder macht es nur am Boden des Käfigs (ca. 15 cm vom Weibchen entfernt) heftige Flügelbewegungen, so öffnet das Weibchen etwas die Flügel (bis 5 mm). Dann erhöht es stark den Binnendruck seines Abdomens. Hierdurch wird der Hinterleib angehoben und etwas gekrümmt. Er wird maximal ausgedehnt und die einzelnen Segmentringe schieben sich sehr auseinander, so daß die Intersegmentalhäute gut sichtbar werden. Die Genitalsegmente 8, 9/10 werden aus dem Dach, das das 7. Tergit bildet, herausgedrückt, wodurch eine keilförmige Spalte entsteht (Abb. 13 ff.). Die letzten Segmente machen hierbei meistens auch pumpende Bewegungen.

Da sich die Weibchen in dieser Stellung nicht stören lassen, konnte ich den Käfigdeckel anheben und die Tiere aus 2 cm Entfernung beobachten. Hierbei sah ich, daß die weiblichen Schmetterlinge ventral jederseits aus der Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. Segment ein kleines Säckchen ausstülpten (Pfeil auf Aufnahmen S. 29 ff.).

Dieses Verhalten wurde jeweils durch das Flattern eines Männchens ausgelöst. Durch den Sog, der beim Öffnen der Flügel des Männchens entstand, wurde der Duftwulst auf der $Cubitalis_2$ geöffnet und Duft wurde von der Luft herausgewirbelt. Beim Schließen der Flügel wurde er dann dem Weibchen zugeweht. Der Duft erregte es sexuell, und es reagierte wie beschrieben.

Hört das Männchen mit seiner Flügelbewegung (d.h. Duftfreisetzung) auf, so zieht das Weibchen sehr bald wieder das Abdomen ein und legt es in die Ausbuchtung zwischen die Hinterflügel. Es nimmt also wieder Normalhaltung an. Hierbei ziehen sich die Säckchen zurück. Bei jedem erneuten Wahrnehmen von Männchenduft streckt es erneut sein Abdomen aus, und die Säckchen werden sichtbar.

Nähert sich nun solch einem erregten Weibchen ein Männchen, das von dem weiblichen Schmetterling anhand seines Duftes als solches erkannt wurde, auf etwa 4 cm, so richtet das Weibchen nunmehr sein Abdomen ausgestreckt auf das Männchen hin. Läuft das Männchen etwa in einem Kreis um das Weibchen herum, so dreht sie sich mit ausgestrecktem Abdomen auf der Stelle mit, wobei seine Spitze immer auf ihn zeigt (Abb. 18). Abbildung 17 zeigt die Reaktion von zwei erregten Weibchen auf ein von links kommendes Männchen. (Abb. 16 zeigt die Normalhaltung.)

Ein solches "S i c h a n b i e t e n" von Tagfalterweibchen in der Weise, daß sie ihr Abdomen gezielt auf das Männchen hin ausrichten, wurde bisher noch nicht beschrieben.

Läuft ein duftendes Männchen an einem Weibchen vorbei, so hebt letzteres sein Abdomen etwas an und macht damit pumpende Bewegungen, wie oben beschrieben. Hierbei werden die zwei seitlichen Säckchen gut sichtbar, sie sind dann maximal ausgestülpt. An Lichtreflexen an der Säckchenspitze war zu sehen, daß sie etwas feucht war. Nachdem das obige Verhalten auf sich nähernde Männchen 23mal bei einem Weibchen innerhalb etwa einer Stunde ausgelöst wurde, waren die Säckchen auf ihrer gesamten Oberfläche bis zur Basis feucht von Sekret. Durch die Pumpbewegung des Abdomens wird Duftstoff ausgepreßt, der auf der dann freiliegenden Säckchenoberfläche verdunsten kann. Dem sich nähernden Männchen wird ständig die duftende Abdomenspitze entgegengehalten. Ein für Menschen wahrnehmbarer Geruch war nicht festzustellen.

Zu einer Kopulation kam es unter obigen Bedingungen nur in einem Fall, und zwar nachts. Nur zu dieser Zeit scheint die Luftfeuchtigkeit hoch genug gewesen zu sein und die Temperatur so günstig, daß ein Männchen ihm zusagende Bedingungen fand. Am Tage näherten sie sich wohl oft den Weibchen, wobei auch die Antennen dicht an ihre Duftsäckchen herangebracht wurden. Zu größerer Aktivität kam es jedoch bei den Männchen nicht.

Photographien zum Verhalten des weiblichen Kaisermantels Argynnis paphia

Sämtliche Bilder hierzu wurden mit einer "Edixa Kadett" Spiegelreflexkamera mit Vorsatzlinsen, Blende 16 und 22, Belichtungszeit 1/30 Sekunde, mit Elektronenblitz gemacht.

Der Pfeil zeigt jeweils auf die Duftsäckchen.



Abb. 12
Weibchen sitzt in Normalhaltung am Käfigdeckel. Das Abdomen hängt zwischen den Flügeln. Vergr. 1,4 : 1



Abb. 13
Weibchen perzipierte Duft von einem am Käfigboden (nicht sichtbar) flatternden Männchen. Das Abdomen wird angehoben, maximal gedehnt, dadurch sind die Intersegmentalhäute gut sichtbar. Zwischen 7. und 8. Segment wurden die Duftsäckchen ausgestülpt. Vergr. 1,8 : 1



Abb. 14
Erregtes Weibchen schräg von hinten.

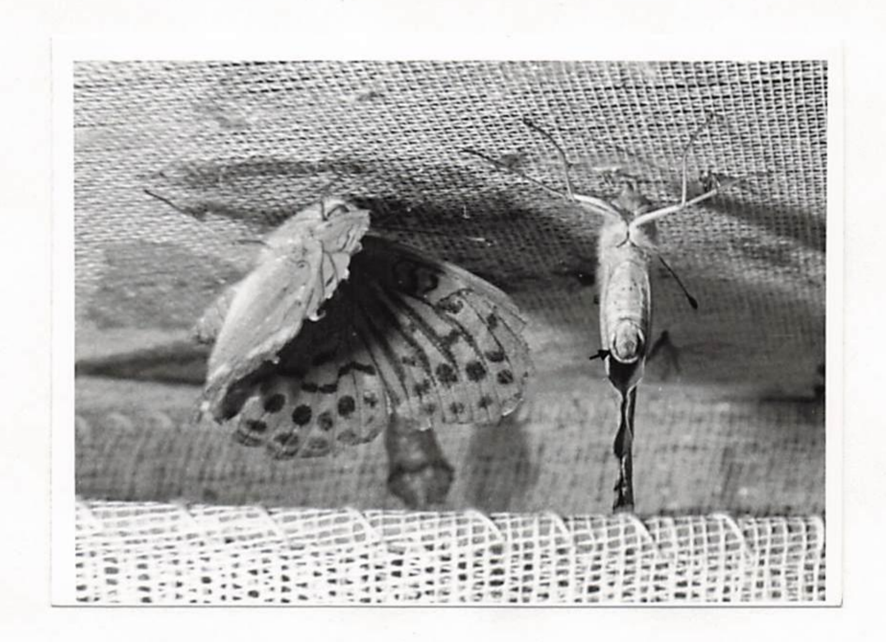


Abb. 15
Erregtes Weibchen von hinten. Ein Männchen läuft im rechten Winkel auf es zu.



Abb. 16

Zwei Weibchen in Normalhaltung am Käfigdeckel.
Vergr. 1,2 : 1

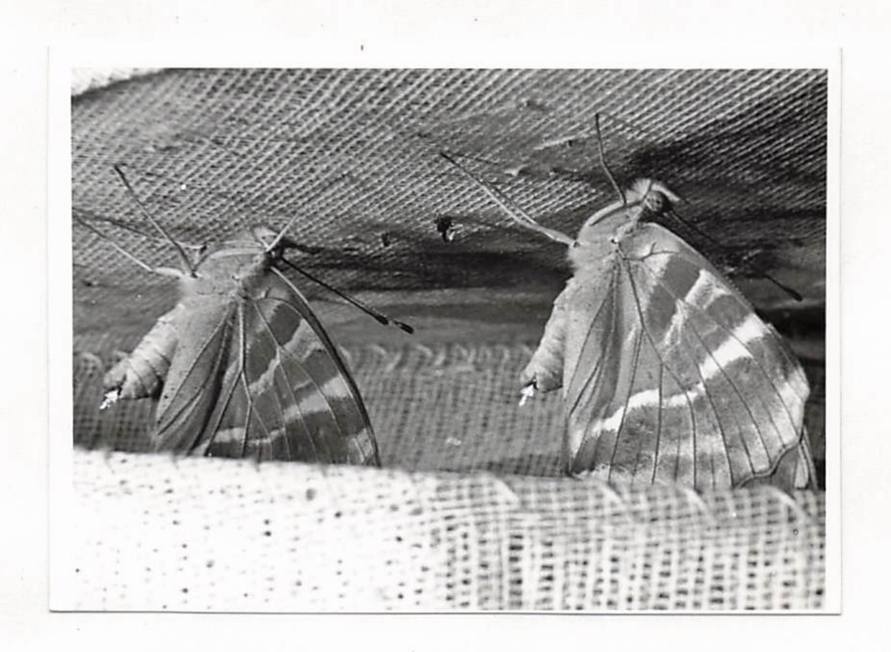


Abb. 17

Zwei Weibchen erregt. Ein Männchen nähert sich von links (nicht sichtbar). Vergr. 1,4 : 1



Abb. 18

Weibchen (rechts) von Männchen (links) erregt. Es richtet seine Abdomenspitze auf das vorbeilaufende Männchen aus. Vergr. 1,4 : 1

3. Attrappenversuche zur Wirkung der lateralen Duftsäckchen der Weibchen

Aufgrund der Beobachtungen kopulationsbereiter Weibchen war zu vermuten, daß die gefundenen lateralen Säckchen Sexualduft produzieren. Wenn dies der Fall war, mußten sie auch von den Tieren isoliert auf arteigene Männchen wirken.

Im Frühjahr und frühen Sommer 1969 waren die Witterungsverhältnisse meist sehr günstig, so daß bereits Anfang April Flugkäfigversuche im Freien zur Überprüfung obiger Annahme durchgeführt werden konnten.

Es wurde ein mit Kunststoffliegendraht bespannter Holzkäfig von 2,5 m Länge, 1 m Breite und 2 m Höhe benutzt. Der Boden war bei einem Teil der Versuche mit grünem Farbkarton ausgelegt, bei einem anderen Teil wurden stattdessen nicht blühende Stiefmütterchenpflanzen hineingestellt. Aus gelb-orange farbenem Karton[1] stellte ich Schmetterlingsattrappen her, die die Form von mit ausgebreiteten Flügeln sitzenden Kaisermänteln hatten. Zur "übernormalen" Reizwirkung (Magnus 1958) wurde die Fläche etwas vergrößert. Jeweils zwei Attrappen wurden in 1,40 m Abstand voneinander auf grünem Untergrund im Käfig ausgelegt.

Unter der binokularen Lupe operierte ich bei 3 - 20 Tage alten weiblichen unbefruchteten Tieren jeweils die lateralen Säckchen heraus und drückte

1) Nach Magnus (1958) wirkt diese Farbe als Schlüsselreiz für den Balzanflug der Männchen des Kaisermantels.

sie an eine der Attrappen. Die andere diente als Vergleichsobjekt. Ihr Standort wurde regelmäßig verändert und auch die beiden Attrappen untereinander ausgetauscht, um eine Dressur zu vermeiden. Wegen des raschen Austrocknens der Duftsäckchen wurden sie anfangs alle 4 Minuten, später alle 1 - 2 Minuten erneuert. Sie wurden hierbei auch an verschiedenen Stellen und auf verschiedenen Seiten der Attrappe angebracht. Zum Vergleich wurden Leibeshöhlenflüssigkeit und Körperwand getestet.

Der Käfig war ständig mit 9 - 20 Männchen besetzt, die stündlich ausgetauscht wurden. Die Tiere flogen bei einer Lufttemperatur von 23 - 27° C recht lebhaft umher. Damit sie in Balzstimmung kommen, ist eine gewisse Strahlungswärme und Luftfeuchtigkeit notwendig. Erstere ist bei unbedecktem Himmel vorhanden. Eine relative Luftfeuchtigkeit von ca. 60 % wurde durch ständiges Gießen um den Flugkäfig herum erreicht.

Von einer relativ hohen Zahl von Tieren waren immer nur einzelne in Balzstimmung. Diese führten Suchflüge aus, soweit dies in dem Käfig möglich war. Hierbei sahen sie die auf dem Boden liegenden Attrappen. Die zuerst entdeckte wurde angeflogen. War es die Leerattrappe, so wurde sie meist nur in geringer Entfernung umkreist (bis 4 cm), gelegentlich setzten sich die Männchen auch darauf, wobei der Rüssel herausgestreckt wurde (dies ist als Übersprungreaktion zu deuten; Magnus 1958) oder die Flügel wurden ausgelegt (sich sonnen). Ein ähnliches Verhalten war an Attrappen mit Leibeshöhlenflüssigkeit oder Körperwand der Weibchen zu beobachten.

Wurde von kopulationsbereiten Männchen die Attrappe mit lateralen Säckchen oder Sekret davon entdeckt, so wurde sie ebenfalls angeflogen. Nun setzte sich aber ein sehr viel höherer Prozentsatz von ihnen darauf (Abb. 19). Nach kurzem Daraufherumwandern war bei einem Teil von ihnen ein Trommeln mit dem zweiten Beinpaar, gelegentlich auch mit den Antennen zu beobachten. Dies wird im natürlichen Fall auf den Hinterflügeln der Weibchen ausgeführt und ist nach Magnus (1958) ein Teil der Bodenbalzphase. Hinzu kamen bei einigen Männchen Kopulationsversuche durch Umkrümmen des Abdomens und Zufassen mit den Harpagonen. Andere Tiere machten nur Kopulationsversuche ohne Trommeln.

Gewertet wurde in allen Fällen nur das Daraufsetzen auf die Attrappe und das Verhalten hier, wie Abb. 19 zeigt. Es wurden während der Versuchszeit 247 Tiere getestet. Außerordentlich gering gehalten wurde die Zahl der Erfolge durch die schon erwähnte, jeweils geringe Anzahl kopulationsbereiter Männchen, durch die nur wenige Stunden dauernden günstigen Witterungsverhältnisse pro Tag (unter Mittag war es meist zu heiß) und durch die viele Zeit, die verloren ging durch das Herausoperieren der Säckchen nach jeder Minute Versuchsdauer. Besonders störend war weiterhin, daß die Tiere meist dem Licht zuflogen und so andere fliegende Männchen an der Käfigdecke sahen und kurze Zeit verfolgten, bis sie festgestellt hatten, daß diese nicht nach Weibchen riechen.

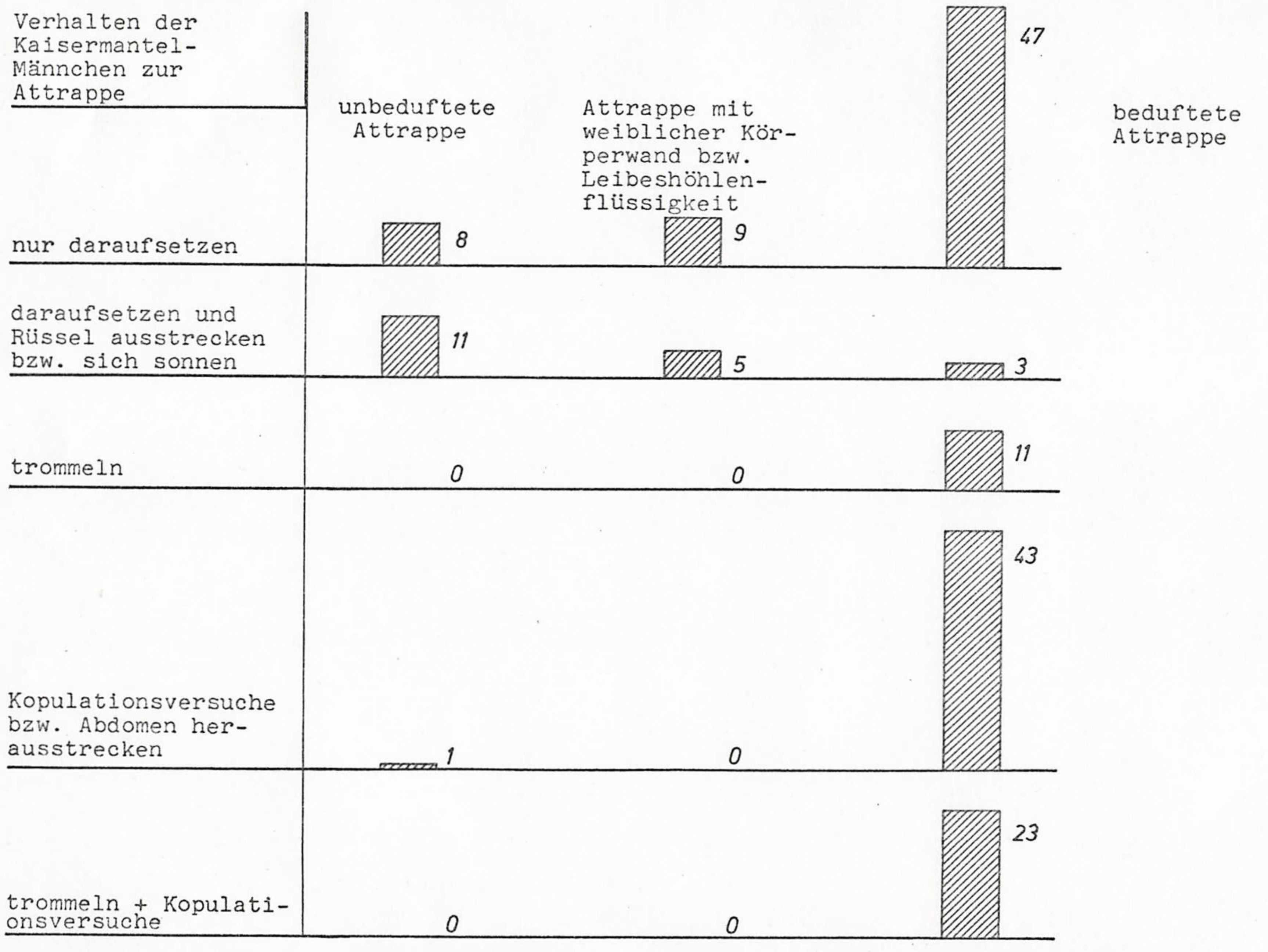


Abb. 19 Ergebnisse der Attrappenversuche zur Wirkung lateraler Duftsäckchen von Argynnis paphia-Weibchen

Magnus (1958) schreibt zu seinen Versuchen mit unbeduftteten Attrappen: "Nach dem optisch ausgelösten Anflug bringt normalerweise der weibliche Sexualduft die nächstfolgende Handlung in Gang. Da dieser den Attrappen fehlt, bricht die Kette sogleich ab. Daher flogen die meisten Männchen nur soweit an die Attrappen heran, wie der Duft eines Weibchens vermutlich normalerweise für sie wahrnehmbar ist." Auch Kühn und Ilse (1925) konnten niemals Balzhandlungen an Attrappen beobachten. Mit diesen Ergebnissen stimmen meine Untersuchungen überein (Abb. 19). An unbeduftteter Attrappe war bis auf ein Abdomenherausstrecken kein Balzen festzustellen. Ein derartiges Verhalten zeigen Schmetterlinge gelegentlich. Sie setzen hierbei durch Verstärkung der Verdunstung ihre Körpertemperatur herab. Außerordentlich auffällig tritt dagegen die hohe Zahl des "Daraufsetzens" bei beduftteter Attrappe hervor und ganz deutlich zeigt sich die Wirkung des Sekrets im H e r v o r r u f e n e c h t e r B a l z h a n d l u n g e n wie Trommeln und Kopulationsversuche.

Aus diesen Versuchen geht eindeutig hervor, daß die seither nicht bekannten lateralen Ausstülpungen der Kaisermantelweibchen S e x u a l d u f t s ä c k c h e n sind. Sie müssen als solche den sekundären Geschlechtsmerkmalen zugerechnet werden.

4. Bau der lateralen Duftsäckchen

Die äußeren morphologischen Verhältnisse der Abdomenspitze eines Argynnis paphia-Weibchens zeigt Abbildung 20. Durch Einspritzen von Fixierungsmittel habe ich sie etwas gedehnt und gestreckt. So treten die einzelnen Segmente und ihre Grenzen besser hervor und die Duftsäckchen sind gut ausgestülpt.

Unter normalen Verhältnissen sind hier die letzten Segmente in den verlängerten 7. Hinterleibsring zurückgezogen und der Schuppenkranz (Schkr.) des 8. Segments schließt das Abdomen ab, so daß die Laminae abdominales (L.ab.) überhaupt nicht sichtbar werden. Zwischen dem 7. und 8. Sternit liegt die in der Zeichnung nicht erkennbare Kopulationsöffnung, das Ostium bursae. Das 7. Segment verschmälert sich zum Sternit hin (Sgp.) und nahe am Treffpunkt von beiden, in der Intersegmentalhaut, liegt auf jeder Seite, leicht ventrad, ein Duftsäckchen.

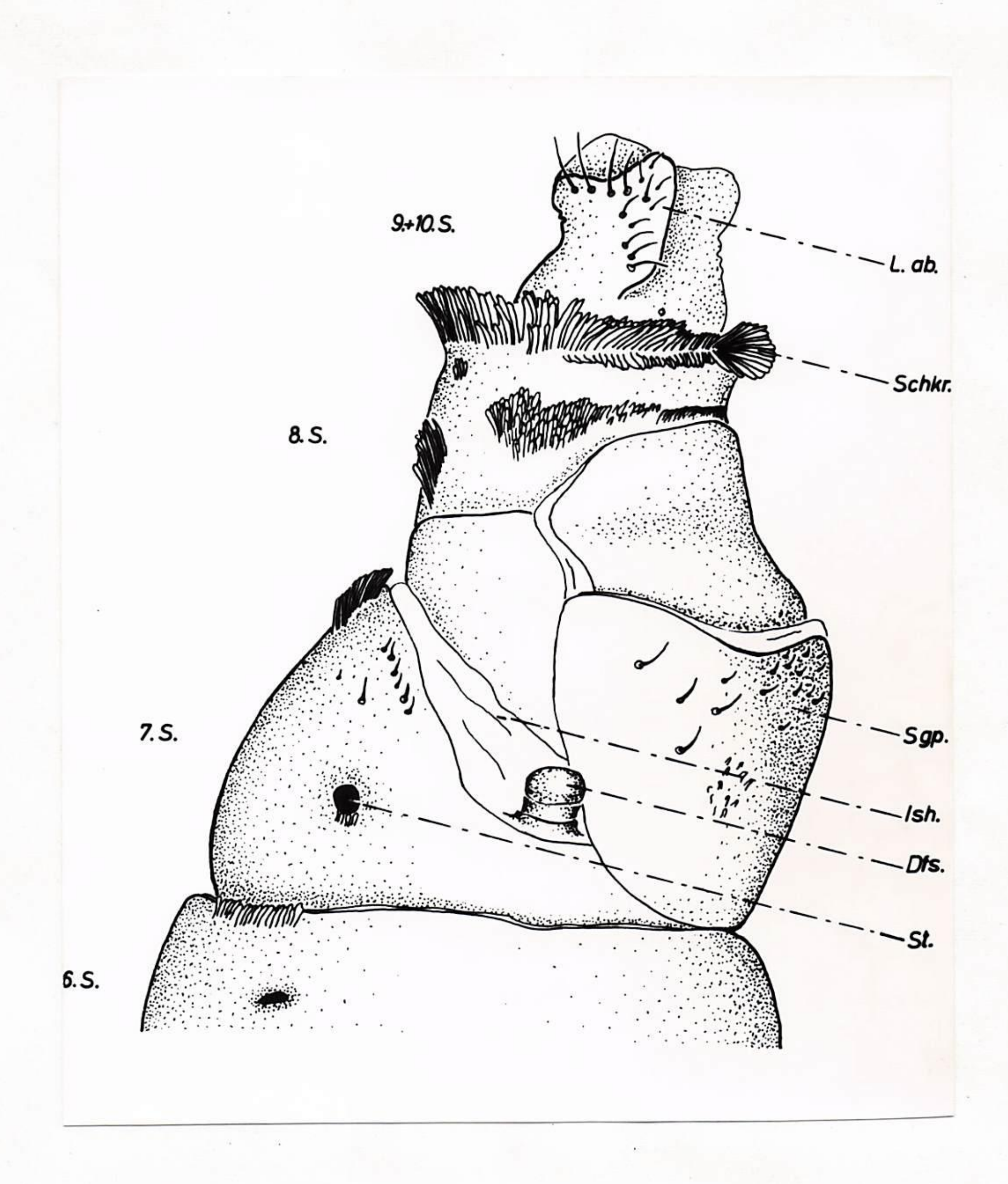


Abb. 20

Argynnis paphia, Weibchen. Abdomen von der Seite. Das Abdomen wurde gestreckt, ein Duftsäckchen ist gut sichtbar. Beschuppung und Haare teilweise nur angedeutet. Vergr. 22 : 1

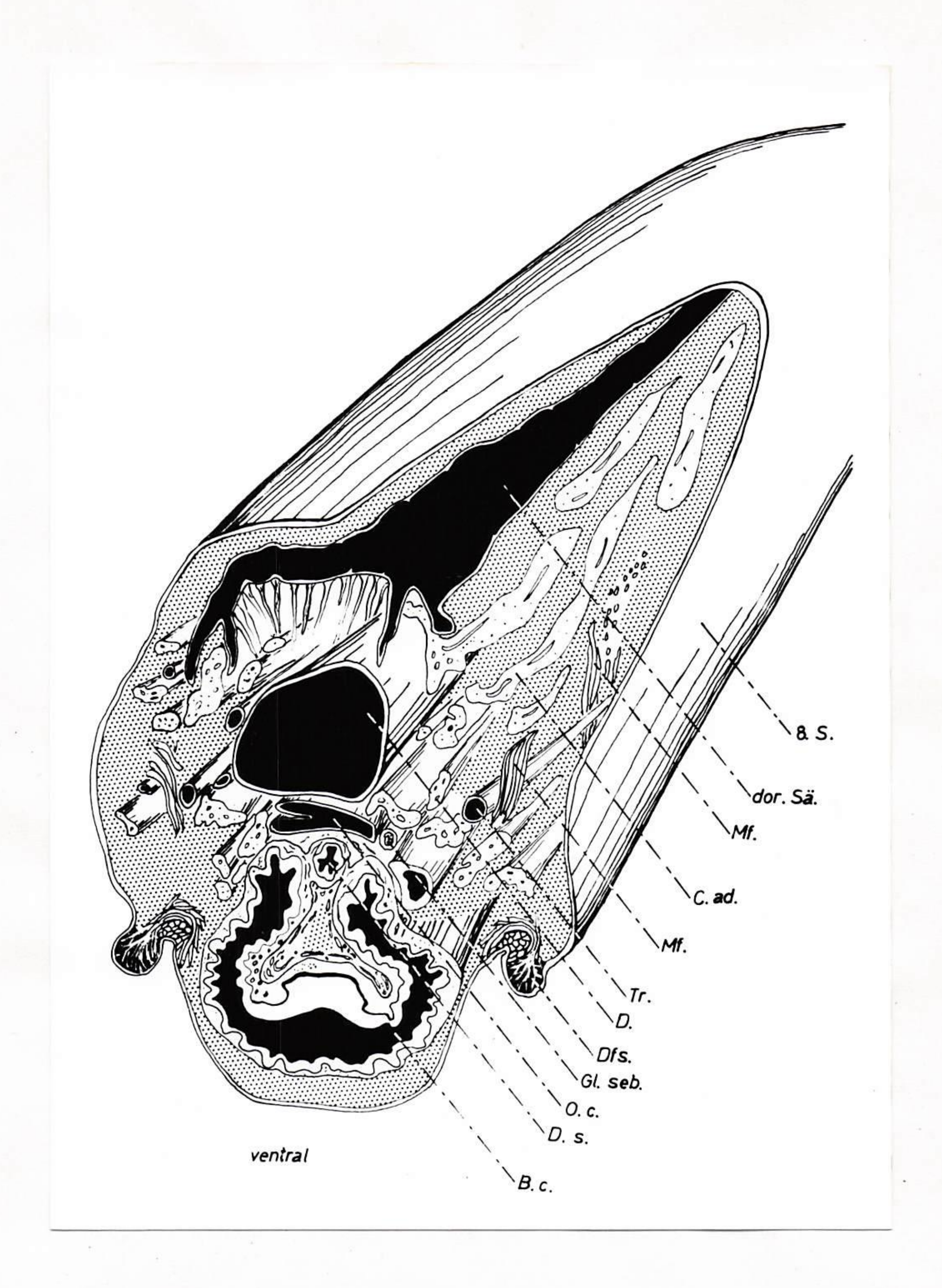


Abb. 21

Argynnis paphia, Weibchen. Blick auf die quergeschnittene Intersegmentalzone zwischen 7. und 8. Segment. Das 8. Segment etwas längs angeschnitten. Vergr. 20 : 1

Abbildung 21 stellt ein quergeschnittenes Abdomen eines Argynnis paphia-Weibchens dar. Die Duftsäckchen (Dfs.) sind hierbei längs getroffen. Besonders auffällig ist die große, eigenartig geformte Bursa copulatrix (B.c.), deren Dach, vermutlich zum Halten der Spermatophore, nach unten vorgezogen ist. Oben sieht man das verhältnismäßig große Dorsalsäckchen (dor.Sä.), das sich noch weiter vorne in zwei Seitenäste teilt. Urbahn (1913) entdeckte es und beschrieb es 1913 als "Duftsäcke" (siehe Kapitel IV 6). Die Lage der übrigen Organe des Abdomens ist gut zu erkennen.

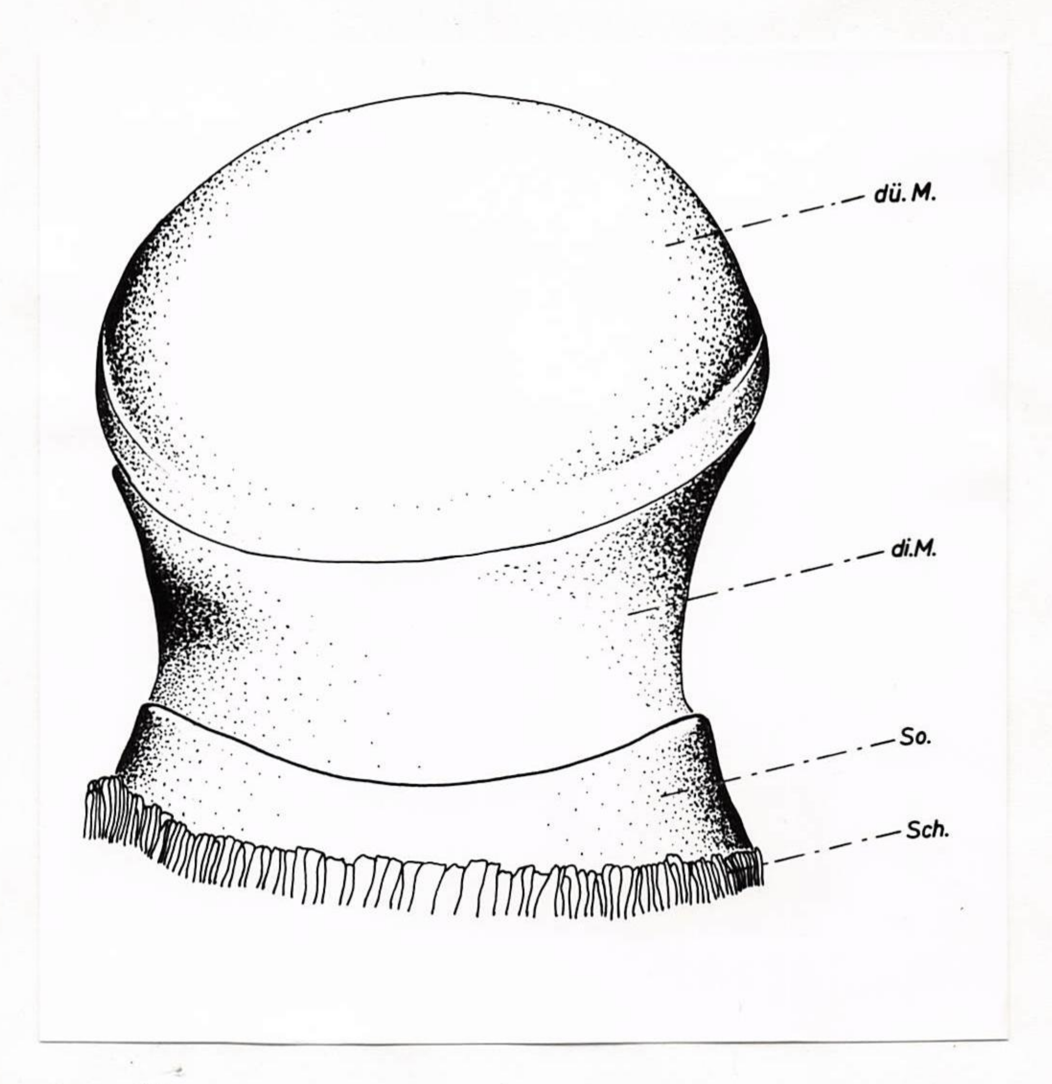


Abb. 22

Argynnis paphia, Duftsäckchen des Weibchens maximal ausgestülpt. Vergr. 290 : 1

Das Säckchen ist eine Ausstülpung und lokale Dehnung der Intersegmentalhaut. Wie die Abbildung 22 zeigt, bildet sie einen kleinen Sockel (So.), aus dem eine dickhäutige Membran (di.M.) ausgestülpt wird. Diese wird nach außen hin abgeschlossen durch eine blasenartig aufgetriebene dünnhäutige Membran (dü.M.), die bei seitlicher Beleuchtung leicht durchscheinend ist. Man kann sie vergleichen mit einer dünnen, elastischen Haut, die einen Hohlzylinder auf einer Seite abschließt. Erhöht man nun über die andere Seite seinen Binnendruck, so wird die Haut ebenfalls linsen- bis halbkugelförmig aufgetrieben.

Wie die Abbildungen 23 bis 25 zeigen, sind die Duftsäckchen je nach Erregungsgrad des Argynnis paphia-Weibchens verschieden weit ausgestülpt. Messungen von histologischen Schnitten mit einem Mikroskop mit Okularmikrometer ergaben folgende Werte:

Argynnis paphia-Weibchen: Alter	Duftsäckchen Ø in mm	Duftsäckchen Länge in mm
1 min.	0,17	0,26
2 Stunden	0,35	0,25
2,5 - 4 Tage	0,30	0,35
5 Tage, 11 Stunden (Tier sexuell stark erregt, Sekret sichtbar)	0,30	0,51
2 - 3 Wochen	0,23	0,25

Man kann aus diesen Angaben deutlich ersehen, daß die Säckchen bei etwas älteren Weibchen an ihrer breitesten Stelle einen ziemlich konstanten Durch-

messer von 0,23 bis 0,35 mm haben. Die Länge, auf die ich sie ausstülpen konnte, schwankt zwischen 0,25 und 0,51 mm, je nachdem, in welcher sexuellen Stimmung das Weibchen vor der Fixierung war. 0,25 mm läßt sich ein Duftsäckchen bei unerregten, sehr jungen oder alten Tieren durch Injektion von Flüssigkeit ins Abdomen ausstrecken. 0,35 mm bei leicht erregten Weibchen und 0,51 mm bei sehr stark erregten Tieren in Kopulationsbereitschaft. Beim selben Individuum sind die Maße der beiden Säckchen, abgesehen von kleinen Schwankungen, gleich groß.

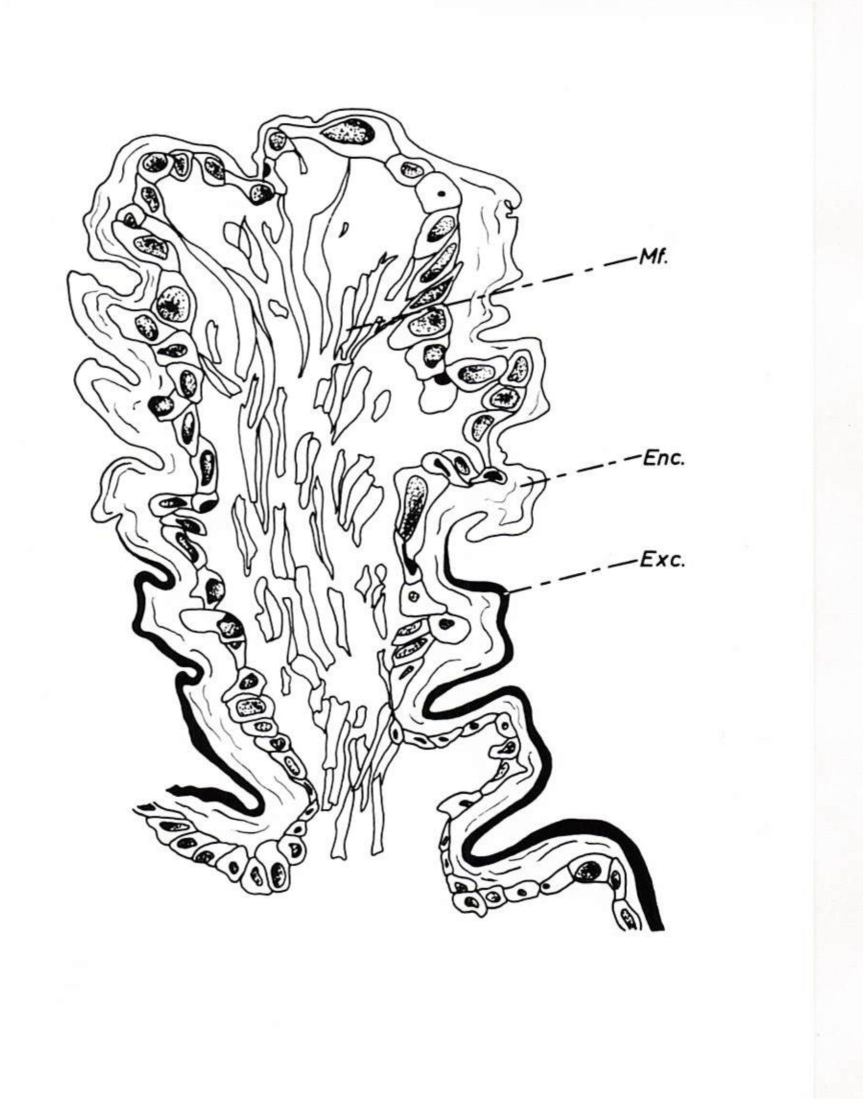


Abb. 23

Argynnis paphia, Weibchen; 1 Minute alt. Längsschnitt durch das unausgestreckte Duftsäckchen. Vergr. 360 : 1

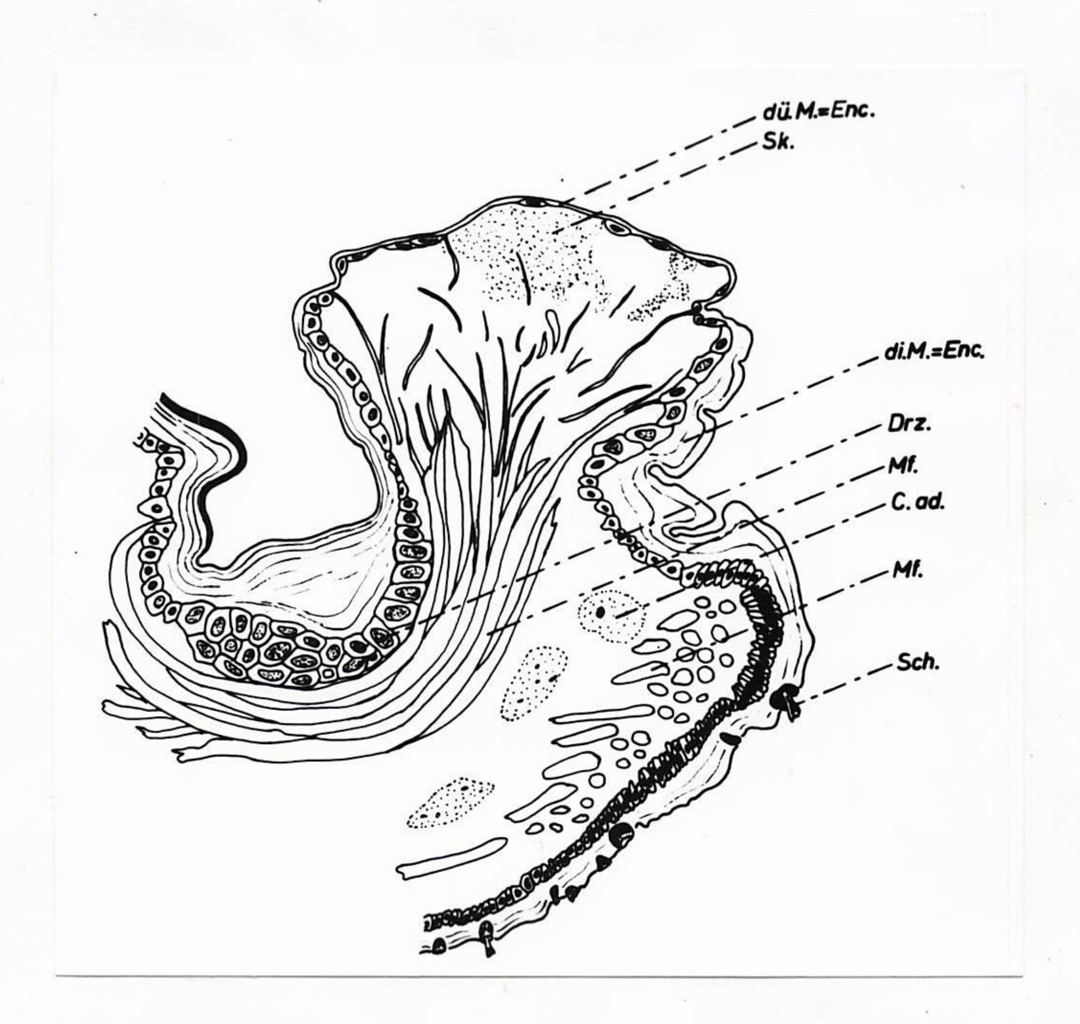


Abb. 24

Argynnis paphia, Weibchen; 2,5 - 4 Tage alt. Längsschnitt durch halb ausgestrecktes Duftsäckchen. Leicht kombiniert. Vergr. 200 : 1

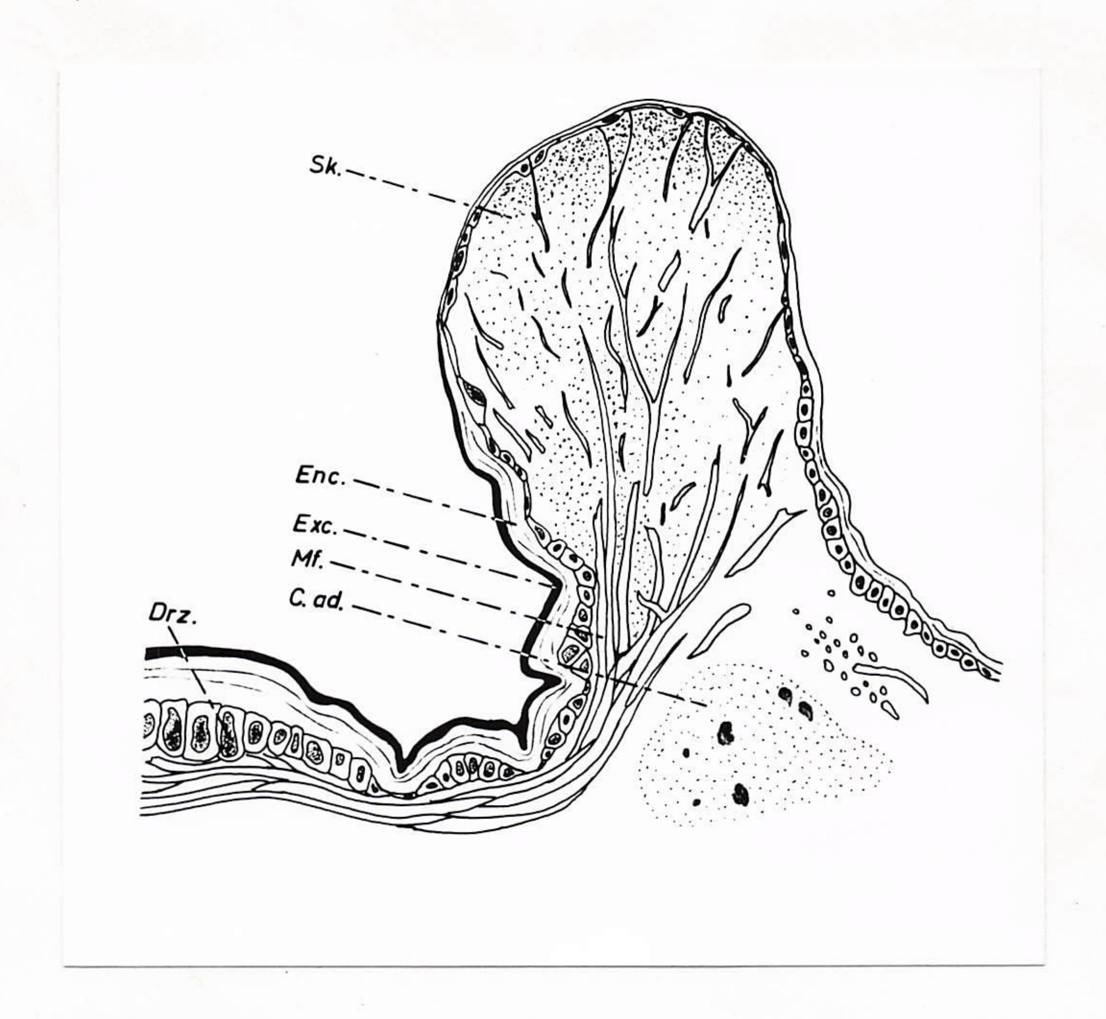


Abb. 25

Argynnis paphia, Weibchen; 5 Tage, 11 Stunden alt; unbefruchtet, stark erregt. Längsschnitt durch mit Sekret angefülltes vollständig ausgestülptes Duftsäckchen. Vergr. 170 : 1

Ich fertigte eine große Zahl Quer- und Längsschnitte durch weibliche Abdomenspitzen und einzelne präparierte Duftsäckchen von Tieren verschiedenen Alters an, um den histologischen Aufbau der Säckchen zu untersuchen (äußere Gestalt siehe S. 39 bis 41).

C h i t i n . Das Chitin besteht bei den Duftsäckchen aus Endocuticula, die nach innen manchmal sehr locker und lamelliert erscheint. Sie ist besonders im unteren Teil des Säckchens verhältnismäßig dick ausgebildet (di.M. = Enc.; Abb. 23 bis 27). Im oberen Teil ist die Endocuticula nur als eine ganz dünne Membran vorhanden (dü.M.; Abb. 24). Die Exocuticula, die vor allem die Tergite und Sternite bildet, ist stark sklerotisiert und trägt die Schuppen. Man findet sie auch manchmal im unteren Abschnitt des Duftsäckchens (Exc.; Abb. 25 bis 28).

E p i d e r m i s . Aus der Epidermis gehen die Drüsenzellen, die das Duftsekret bilden, hervor. Sie ist unter der dünnen Membran nicht deutlich drüsig verdickt, sondern besteht aus sehr flachen, langgestreckten Zellen, die bei starker Dehnung der Cuticula oft isoliert erscheinen (Abb. 24,25). Ein einschichtiges, geschlossenes Drüsenepithel ist an den Seitenwänden ausgebildet. An der ventralen Ausbiegungsstelle des Säckchens bildet die Epidermis ein ganzes Nest von Duftdrüsenzellen, das nach kurzem Auslaufen in einschichtigen Drüsenzellen in normales Plattenepithel übergeht (Abb. 24, 30).

D u f t d r ü s e n z e l l e n . Die Drüsenzellen sind je nach der Lage hochzylindrisch bis rund gebaut (Abb. 28, 30). Ab und zu bilden sie Acini (Abb. 26, 27).

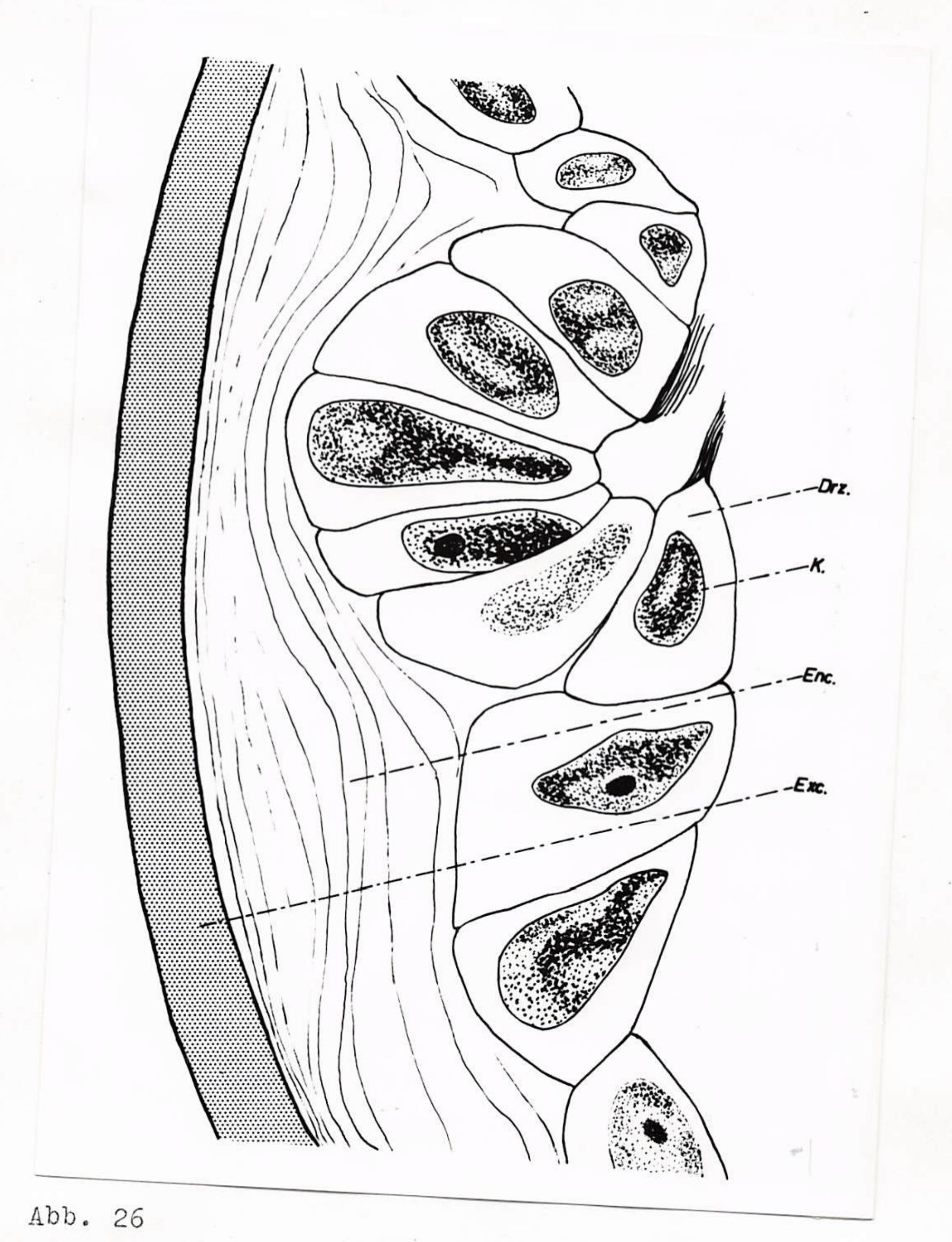


Abb. 26

Argynnis paphia, Weibchen.
Längsschnitt durch einen Duftdrüsenacinus nahe dem Säckchenbeginn. Vergr. 1.300 : 1

In diesem Fall sind die Zellen auch manchmal nach einer Seite hin spitz ausgezogen (Abb. 27).

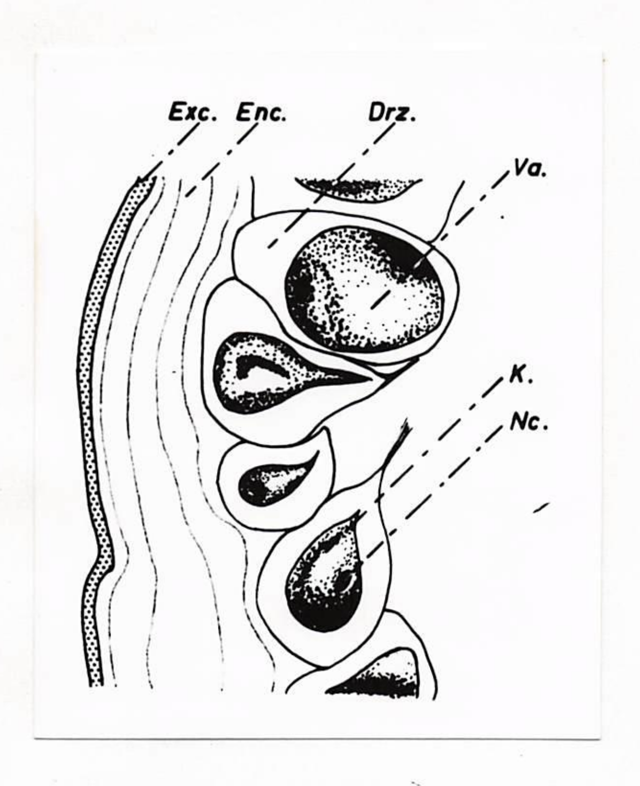


Abb. 27

Argynnis paphia, Weibchen; 5 Tage, 11 Stunden alt; sehr erregt. Drüsenzellen eines kleinen Acinus im unteren Teil eines Duftsäckchens. Vergr. 1.330 : 1

Das Plasma ist ziemlich homogen, gelegentlich leicht vakuolisiert. Die Kerne erscheinen sehr groß und passen sich der Form der Zellen an. Sie sind langgestreckt, elliptisch, kugelig oder bei einem Drüsenacinus auch tropfenförmig. Das stark färbbare Chromatin und mindestens ein Nucleolus treten sehr hervor. Bei besonders aktiven Zellen konnte ich im Kern oft auffällig große Vakuolen finden (Abb. 27, 28).

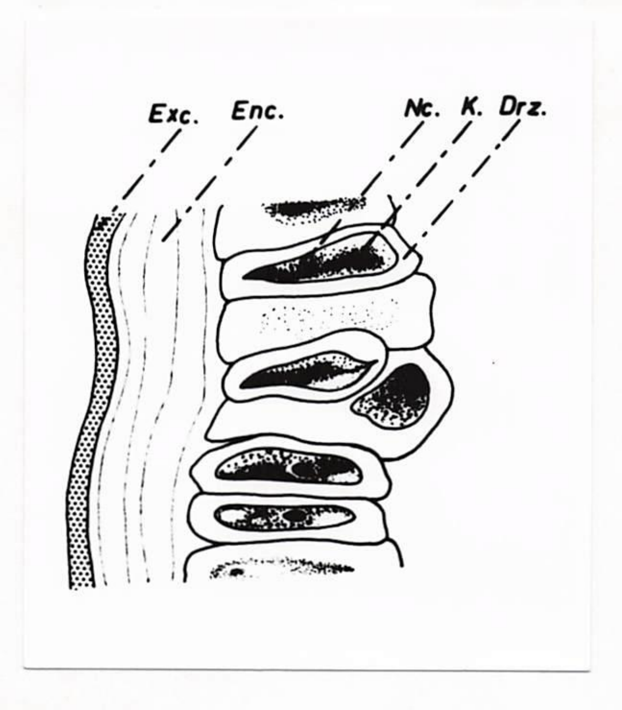


Abb. 28

Argynnis paphia, Weibchen. Drüsenzellen nahe des Beginns eines Duftsäckchens. Vergr. 600 : 1

M u s k e l n . Die Muskelfasern, die in das Säckchen ziehen, entspringen der ventral-lateralen Körperwand des Weibchens mit einer cuticularen Sehne (Abb. 29). Sie sind quergestreift. Von hier führen sie in einem Band oder breiten Strang dicht über das Drüsenzellennest hinweg in das Duftsäckchen. Hier laufen die einzelnen Fasern auseinander und verteilen sich sehr fein über das gesamte Lumen. An der dünnen Membran sitzen die meisten Muskelfasern an (Abb. 21, 23, 24, 25, 30). Ringmuskeln am Säckchengrund konnte ich nicht finden. Bei sexueller Erregung stülpt der erhöhte Binnendruck der Leibeshöhle des Schmetterlingweibchens das Duftsäckchen aus. Bei Erregungsabfall und damit gekoppeltem Binnendruckabfall des Abdo-

mens kontrahieren sich die Muskelfasern und ziehen das Säckchen wieder etwas ein.

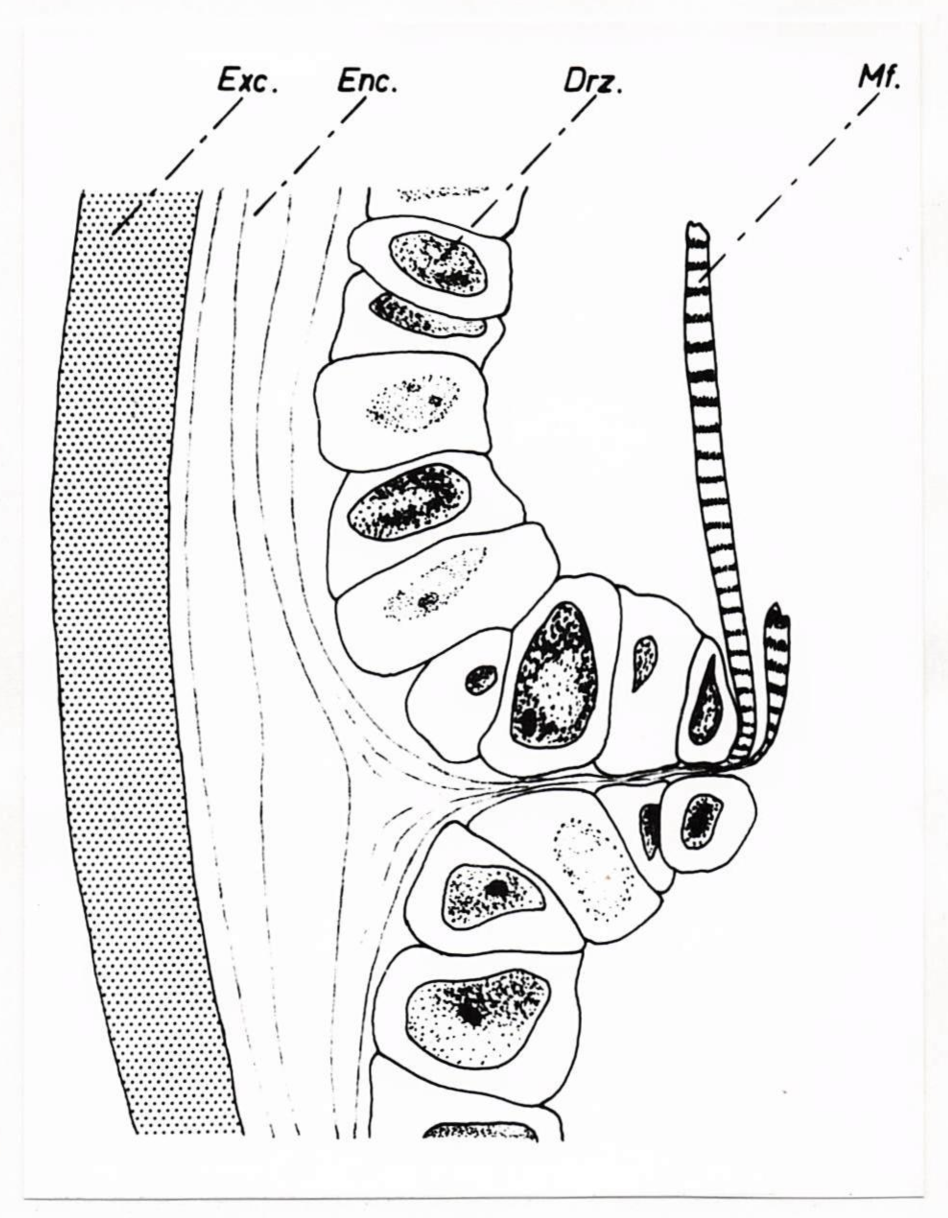


Abb. 29
Argynnis paphia, Weibchen. Ansatz zweier Muskelfasern, die zum Duftsäckchen ziehen. Verg. 1.000 : 1

D u f t s e k r e t . Im Säckchen liegen die Drüsenzellen gehäuft an seiner ventralen Umbiegungsstelle zum Körperinnern hin. Von hier aus wird Sekret von dem Muskelband, das dem Zellennest dicht aufliegt, zum Säckchenlumen geleitet. So

wird verhindert, daß größere Mengen zur Leibeshöhle hin abfließen können. Ein Großteil des Sekrets wird wohl jedoch unmittelbar von den Drüsenzellen aus durch die Chitinwand des Säckchens diffundieren.



Abb. 30

Argynnis paphia, Weibchen. Längsschnitt durch den Beginn des Duftsäckchens. Vergr. 460 : 1

Im ersten Fall wird das Sekret durch die feine Auffaserung der Muskeln verteilt und bis zu der sehr dünnen, weichen Endocuticula an der Duftsäckchenspitze geleitet, wo es dann durch die Membran austreten kann.



Abb. 31
Argynnis paphia, Weibchen; 5 Tage, 11 Stunden alt; sehr erregt. Ausschnitt aus einem längsgeschnittenen Duftsäckchen. Matrix des Duftsekrets und Muskelauffaserung gut sichtbar.
Vergr. 320 : 1

Bei sehr starker Erregung des Argynnis paphia-Weibchens ist wohl das gesamte Säckchen mit Duftstoff in flüssiger Form angefüllt.

Nach Bouin-Allen Fixierung und Azanfärbung ist die Matrix des Duftsekrets im Schnittpräparat als stärker lichtbrechende farblose Substanz meist gut zu erkennen (Abb. 31).

Hält die Erregung an, so wird so viel Sekret produziert, daß es durch die dünne Membran hindurchtritt, an der Außenwand des Duftsäckchens herunterläuft und noch die umgebende Intersegmen-

talhaut benetzt. Ich konnte es hier, wie im Kapitel IV 2. beschrieben, als Flüssigkeit sehen, bevor es verdunstete.

Mikroaufnahmen zur Histologie des Duftsäckchens des weiblichen Kaisermantels Argynnis paphia

Die Aufnahmen Abb. 32 und 33 wurden mit einem Aristophot mit aufgesetzter Leica-Kamera gemacht. Die restlichen Bilder mit einem Photomikroskop der Firma Carl Zeiss.



Abb. 32

Argynnis paphia, weibliches Abdomen ventral. Duftsäckchen (Pfeile). Vergr. 13 : 1



Abb. 33

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Querschnitt im Bereich zwischen 7. und 8. Segment mit längsgeschnittenem und angeschnittenem Duftsäckchen. Vergr. 24 : 1

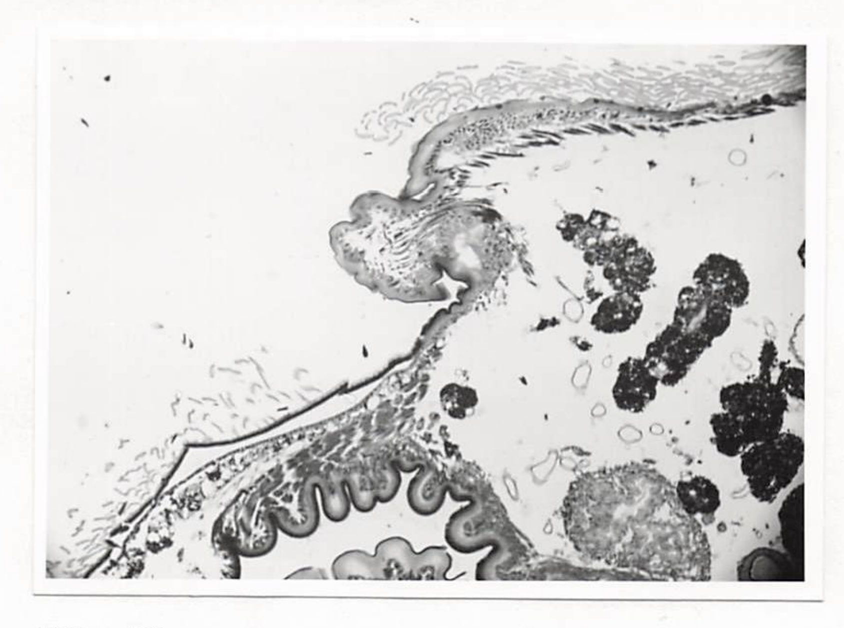


Abb. 34

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Ausschnitt aus quergeschnittenem Abdomen mit Duftsäckchen. Vergr. 66 : 1



Abb. 35

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe.
Längsschnitt durch ein Duftsäckchen.
Vergr. 240 : 1

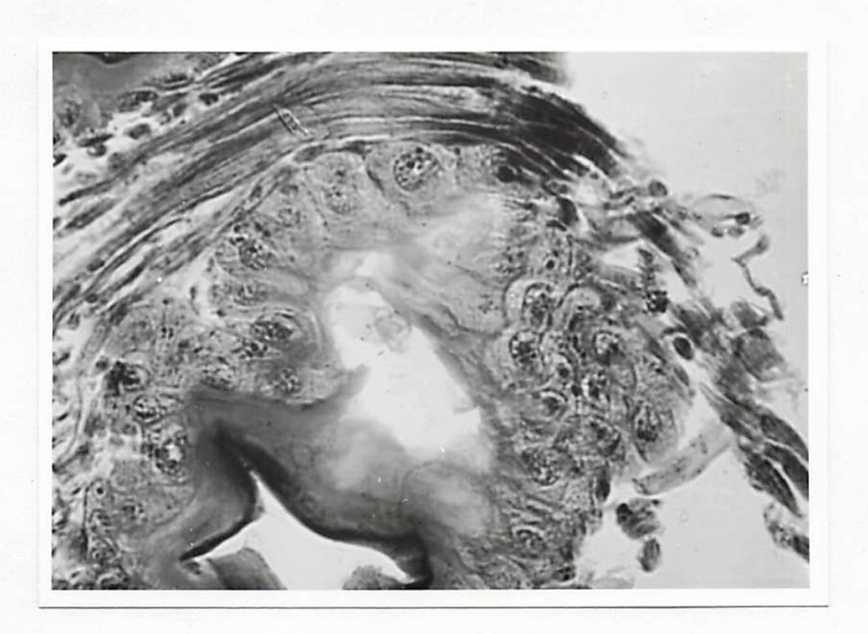


Abb. 36

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe.
Drüsenzellengebiet mit Muskeln am Fuße des
Duftsäckchens. Vergr. 400 : 1



Abb. 37

Argynnis paphia, Weibchen. Ansatz zweier Muskelfasern am Chitin. Die Querstreifung der Fasern ist zu erkennen. Vergr. 450 : 1

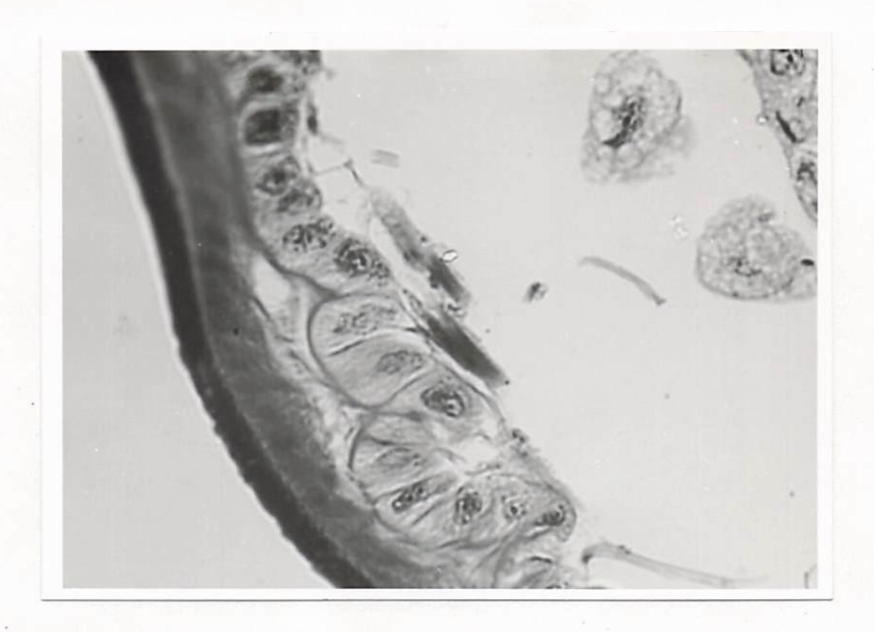


Abb. 38

Argynnis paphia, Weibchen. Längsschnitt durch einen Drüsenacinus nahe dem Duftsäckchenbeginn. Vergr. 460 : 1

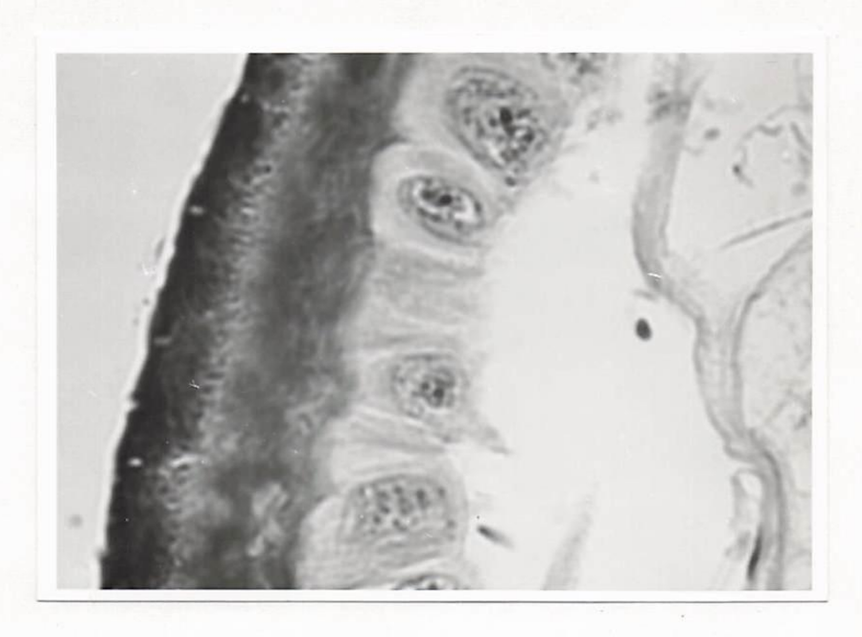


Abb. 39

Argynnis paphia, Weibchen. Längsschnitt durch Drüsenzellen nahe dem Duftsäckchenbeginn. Die großen Kerne mit auffälligen Strukturen sind deutlich zu erkennen. Vergr. 800 : 1



Abb. 40

Argynnis paphia, Weibchen; 2,5 - 4 Tage alt. Längsschnitt durch ein halb ausgestülptes Drüsensäckchen. Im oberen Teil etwas Duftsekret. Vergr. 150 : 1



Abb. 41

Argynnis paphia, Weibchen; 5 Tage, 11 Stunden alt; sehr erregt. Längsschnitt durch ein vollständig ausgestülptes Duftsäckchen, angefüllt mit Sekret. Vergr. 130 : 1

5. Aktivitätsbestimmung der Drüsenzellen in lateralen Duftsäckchen

Aus Verhaltensbeobachtungen nichtkopulierter Kaisermantelmännchen und unbefruchteter Weibchen geht hervor, daß sie eine besonders hohe sexuelle Aktivität ab dem 3. Tag nach dem Schlüpfen zeigen. Von da an war in der Zucht auch immer eine hohe Kopulationsrate zu beobachten. Das Interesse junger Männchen mit normaler Reizschwelle an älteren Weibchen (ca. ab 20 Tage) ließ merklich nach. Auf der anderen Seite war zu sehen, daß normale Männchen auch bei jungen kopulierten Weibchen keine Kopulationsversuche mehr machten.

Um eine Erklärung für diese Beobachtungen zu finden, sollte untersucht werden, ob die weiblichen Sexualduftdrüsen bestimmte Aktivitätsmaxima aufweisen.

Die Kerngröße von Drüsenzellen ist häufig ein Maß für ihre Aktivität; daher wurden die Lateralsäckchen verschieden alter unkopulierter und kopulierter Weibchen nach der schon beschriebenen Methode herauspräpariert, in Paraplast eingebettet und azangefärbte mikroskopische Präparate davon angefertigt. Die Paraplastblöckchen wurden auf dem Mikrotom jeweils so orientiert, daß das Messer etwa parallel zur Längsachse der Säckchen geführt wurde. So sind Vergleichsmöglichkeiten der verschiedenen Präparate gegeben. Die Zellkerne zeigten im Präparat meist eine elliptische Form. Mit dem Meßokular wurde nun im Mikroskop der große Durchmesser sämtlicher angeschnittener Drüsenzellkerne eines jeden Duftsäckchens festgestellt.

5.1. Rechnerische und graphische Auswertung der Untersuchungen

Die Auswertung dieser Meßergebnisse in Tabellen- und die Darstellung in Kurvenform sei am Beispiel eines 12 Tage alten unbefruchteten Weibchens erläutert. Es wurden in diesem Fall n = 96 Zellkernschnitte ausgemessen; Ergebnisse siehe Tabelle 1.

Tabelle 1

Gemessene Zellkerndurchmesser der Duftsäckchen eines 12 Tage alten, unbefruchteten Argynnis paphia-Weibchens

x_i Einh.	x_i µm	z_i beob.	z_i beob. %	$x_i . z_i$ Einh.	$x_i - \bar{x}$ Einh.	$(x_i - \bar{x})^2 . z_i$
0,15	4,845	0	0	0	- 0,247	0
0,20	6,460	3	3,125	0,60	- 0,197	0,1163
0,25	8,075	7	7,292	1,75	- 0,147	0,1510
0,30	9,690	12	12,500	3,60	- 0,097	0,1126
0,35	11,305	13	13,542	4,55	- 0,047	0,0286
0,40	12,920	25	26,042	10,00	+ 0,003	0,0002
0,45	14,535	21	21,875	9,45	+ 0,053	0,0593
0,50	16,150	7	7,292	3,50	+ 0,103	0,0744
0,55	17,765	4	4,167	2,20	+ 0,153	0,0938
0,60	19,380	3	3,125	1,80	+ 0,203	0,1238
0,65	20,995	1	1,042	0,65	+ 0,253	0,0641
0,70	22,610	0	0	0	+ 0,303	0
Summe		96	100,002	38,10		0,8241

Beim Ausmessen der Zellkerndurchmesser unter dem Mikroskop wurde, wie üblich, ein Strichgitter benutzt. Der Strichabstand des Gitters wurde zu 32,3 µm bestimmt, oder 1 µm = 0,03096 Einheiten des Gitters.

Es bedeuten weiterhin:

x_i in Einheiten und in µm die Durchmesser der Zellkerne (Klassenmitten)

z_i die beobachtete Zahl dieser Zellkerndurchmesser

$n = 96$ = Summe der z_i = Gesamtzahl der ausgemessenen Zellkerne

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i \cdot z_i}{n} = \frac{38,10}{96} = 0,397 \text{ Einheiten} = 12,82 \ \mu m$$

= Mittelwert des Zellkerndurchmessers

$$s = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2 \cdot z_i}{n - 1}} = \sqrt{\frac{0,8241}{95}} = \sqrt{0,008674}$$

$= \pm\ 0,0931$ Einheiten $= \pm\ 3,008$ µm = Streuung des Mittelwertes $\bar{x}$ (mittlerer Fehler der Einzelbeobachtung nach Gauß)

In Abb. 42 ist z_i als Funktion von x_i eingezeichnet und zwar für z_i in Zahlenwerten und in Prozenten. Außerdem wurde die Gaußsche Glockenkurve (Gaußsche Normalverteilung) für dieses Beispiel (gleicher Mittelwert und gleiche Streuung) berechnet und ebenfalls in Abb. 42 eingetragen. Die berechneten Werte sind in Tabelle 2 enthalten.

Es ergibt sich, wie Abb. 42 zeigt, eine angenäherte Normalverteilungskurve, da bei einer Schnittdicke von meist 7 µm in der Regel die Kerne der Duftdrüsenzellen in zwei Ellipsoidenabschnitte zerlegt werden. An diesen wurde immer nur der größte Durchmesser der Schnittellipse gemessen, wodurch sich eine geringe Anzahl kleine, eine größere Anzahl mittlere und eine geringe Anzahl große Werte ergibt.

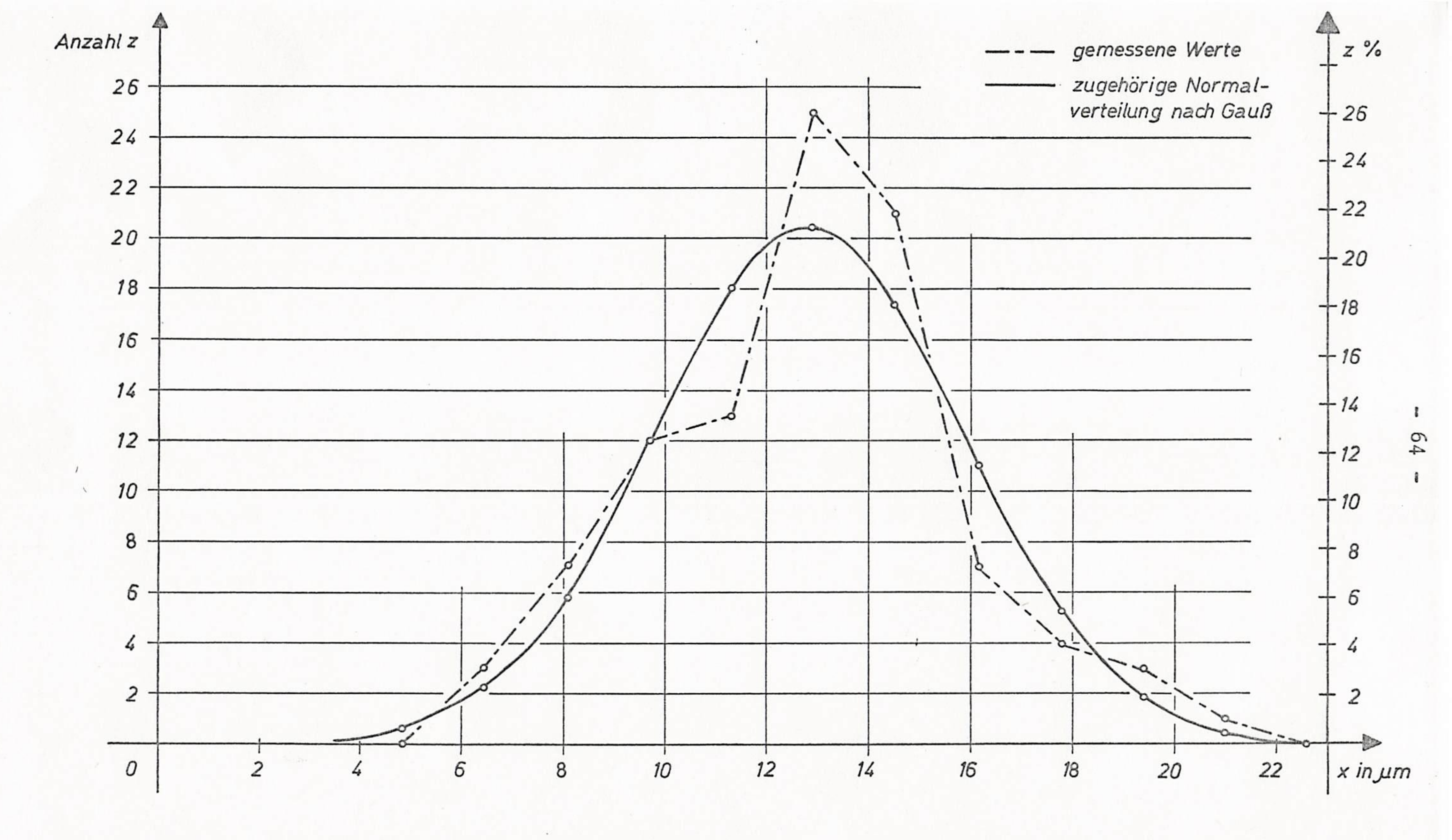


Abb. 42 Anzahl der gemessenen Zellkerne in Abhängigkeit von ihrem Durchmesser bei einem lateralen Duftsäckchen eines 12 Tage alten unbefruchteten Argynnis paphia-Weibchens

Tabelle 2

Berechnung der Gaußschen Normalverteilung für das Beispiel der Tabelle 1

x_i Einh.	x_i µm	z_i beob.	z_i beob. %	$a_i - b = x_i - \bar{x}$ Einh.	u Einh.	$\varphi(u)$	z_i berechn. für n = 96	z_i berechn. %
0,15	4,845	0	0	- 0,247	- 2,651	0,01189	0,613	0,638
0,20	6,460	3	3,125	- 0,197	- 2,114	0,04272	2,202	2,293
0,25	8,075	7	7,292	- 0,147	- 1,577	0,11505	5,929	6,176
0,30	9,690	12	12,500	- 0,097	- 1,040	0,23227	11,971	12,469
0,35	11,305	13	13,542	- 0,047	- 0,503	0,35148	18,114	18,869
0,40	12,920	25	26,042	+ 0,003	+ 0,034	0,39871	20,549	21,405
0,45	14,535	21	21,875	+ 0,053	+ 0,570	0,33904	17,473	18,201
0,50	16,150	7	7,292	+ 0,103	+ 1,107	0,21612	11,138	11,602
0,55	17,765	4	4,167	+ 0,153	+ 1,644	0,10326	5,321	5,544
0,60	19,380	3	3,125	+ 0,203	+ 2,181	0,03698	1,906	1,985
0,65	20,995	1	1,042	+ 0,253	+ 2,718	0,00993	0,512	0,533
0,70	22,610	0	0	+ 0,303	+ 3,255	0,00202	0,104	0,108

Hierbei sind die ersten fünf Spalten nur eine Wiederholung der entsprechenden Spalten von Tabelle 1. Die Größe u in der 6. Spalte entspricht der Größe u der Gauß-Verteilung gemäß

$$w(u) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{u^2}{2}} \text{ oder } \varphi(u) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{u^2}{2}} .$$

u ergibt sich aus der Beziehung $u = \frac{a_i - b}{s} = \frac{x_i - \bar{x}}{s}$

Die Größe $\varphi(u)$ wird aus Tafel 1 (S. 418) des Buches von E. Weber, Grundlagen der biologischen Statistik, 3. Auflage, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena 1957, entnommen. Die Größe
z_i ber. für n = 96 ergibt sich aus

$$\frac{n}{s} \cdot d \cdot \varphi(u) = \frac{96 \cdot 0{,}05}{0{,}0931} \cdot \varphi(u) = 51{,}54 \cdot \varphi(u).$$

Die Größe z_i ber. % wird schließlich erhalten, wenn man in der vorliegenden Formel für n = 96 den Wert 100 % einsetzt.

z_i ber. % = 53,68 . $\varphi(u)$

In der gleichen Weise wurden die übrigen Meßergebnisse ausgewertet. So ergab sich die Tabelle 3.

Tabelle 3

Zusammenstellung der wichtigsten Daten der Zellkerndurchmesser von Duftsäckchen verschieden alter kopulierter und unkopulierter Weibchen

Km	Alter Tage	Tage nach Kopulation	Befruchtung	n	$\bar{x}$ Einh.	s Einh.	E Einh.	$\bar{x}$ µm	s µm	E µm
132 133	- 5	--	--	94	0,296	0,081	0,0084	9,57	2,629	0,2712
128	- 2	--	--	76	0,316	0,086	0,0098	10,20	2,77	0,318
135	- 1	--	--	126	0,327	0,074	0,0066	10,57	2,39	0,213
28	0	--	--	38	0,368	0,093	0,0150	11,90	2,99	0,485
5	+ 3	--	--	45	0,409	0,100	0,0148	13,21	3,22	0,480
20	+ 5,5	--	--	55	0,416	0,118	0,0207	13,45	4,97	0,670
61	+ 9	--	--	61	0,412	0,122	0,0156	13,32	3,94	0,505
144	+ 12	--	--	96	0,397	0,093	0,0095	12,82	3,01	0,307
140	+ 15	--	--	91	0,392	0,083	0,0087	12,65	2,68	0,281
136	+ 19	--	--	68	0,376	0,072	0,0087	12,16	2,33	0,282
113	+ 28	--	--	52	0,347	0,095	0,0132	11,21	3,07	0,426
43	+ 12	7	ja	76	0,314	0,082	0,0094	10,14	2,66	0,305
106	+ 19	14	ja	56	0,291	0,074	0,0099	9,40	2,39	0,319
142	+ 28	24	ja	76	0,281	0,077	0,0089	9,07	2,50	0,287

Hierin bedeuten:
Km (1. Spalte) die Nummer des untersuchten Präparats,
das Alter ist auf den Tag des Schlüpfens bezogen, d. h. - 2 Tage bedeutet 2 Tage vor dem Schlüpfen.

Wie früher bedeuten:
n die Zahl der ausgemessenen Zellkerne,
$\bar{x}$ Mittelwert der Zellkerndurchmesser,
s Streuung (mittlerer Fehler der Einzelbeobachtung nach Gauß)
E mittlerer Fehler des Mittelwerts $\bar{x}$ nach Gauß,

$$E = \frac{s}{\sqrt{n}} .$$

In Abb. 43 wurde der mittlere große Zellkerndurchmesser $\bar{x}$ in Abhängigkeit vom Alter graphisch dargestellt, wobei sich ein Kurvenast für die befruchteten Weibchen und ein zweiter für die unbefruchteten Weibchen ergibt. Die an den Kurven eingetragenen Abstandsstücke sind die Größen E (mittlerer Fehler des Mittelwerts nach Gauß, $E = \frac{s}{\sqrt{n}}$). Für die Zeit vom 5. bis 12. Tag lag leider kein Beobachtungsmaterial für befruchtete Weibchen vor, der vermutete Kurvenverlauf für diese Zeit wurde gestrichelt eingezeichnet.

Aus den Kurven ist deutlich zu erkennen, daß die Zellkerngröße der lateralen Säckchen in der Zeit vor und kurz nach dem Schlüpfen (bis zum 6. Tag) beträchtlich zunimmt und zwar von etwa 9,5 µm (erste brauchbare Präparate) bis etwa 13,5 µm. Werden die Weibchen dann nicht befruchtet, so nimmt der Zellkerndurchmesser, und damit die Funktion der Duftdrüsen, zunächst langsam und dann etwas rascher ab (von etwa 13,5 µm bis 11,2 µm im Durchschnitt am 28. Tag). Bei den befruchteten

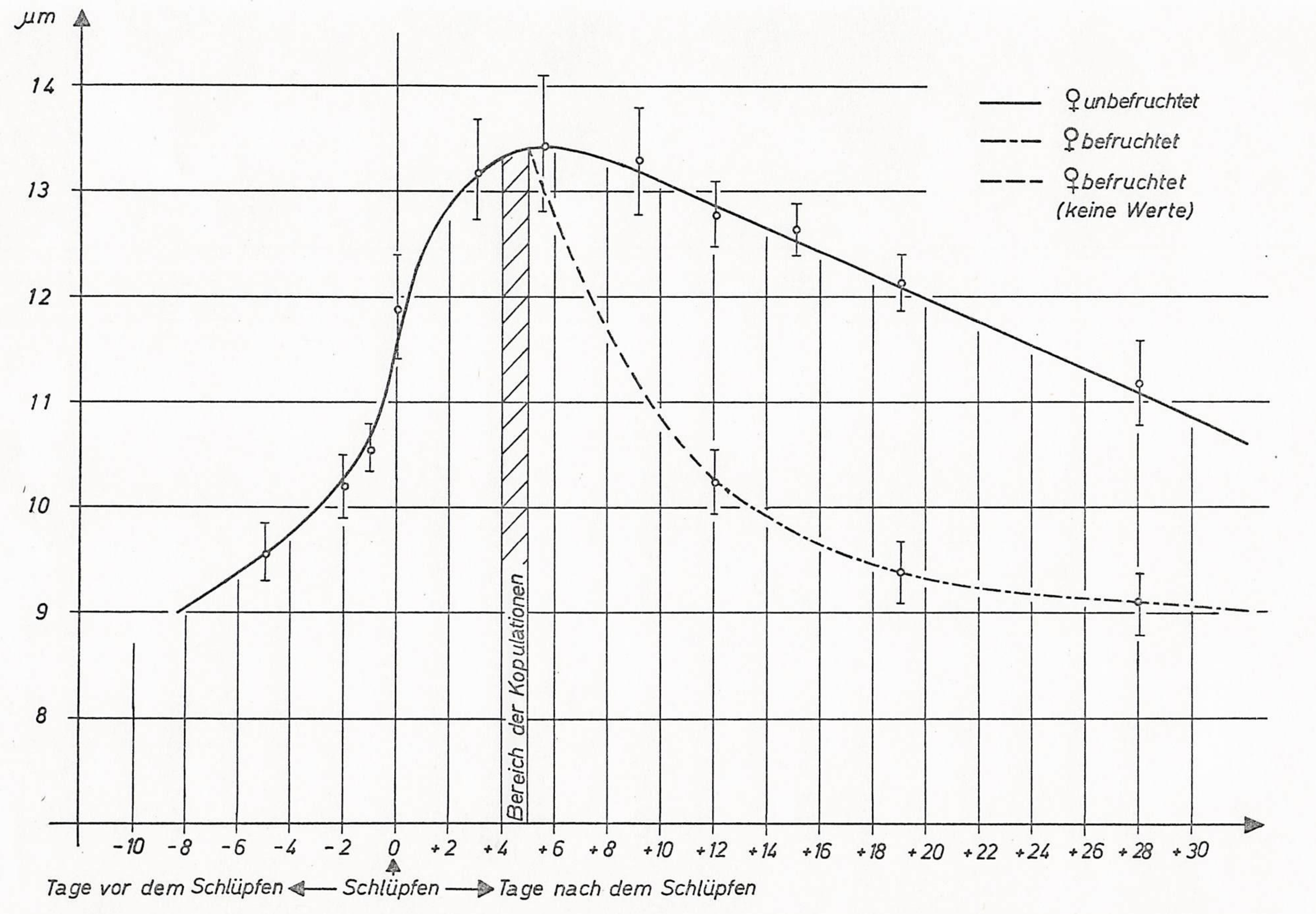


Abb. 43 Darstellung des durchschnittlichen großen Durchmessers der Drüsenzellkerne lateraler Duftsäckchen von Argynnis paphia-Weibchen

Weibchen dagegen werden die Zellkerne von der Kopulation an rasch kleiner (von etwa 13,5 µm bis etwa 9 µm am 24. Tag post Kopula). Hierbei ist auffällig, daß in den ersten Tagen nach der Befruchtung die Zellkerne rascher an Größe abnehmen als in der darauffolgenden Zeit.

Aus den Untersuchungen und den daraus folgenden Kurven lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1) Bei b e f r u c h t e t e n Weibchen nimmt nach der Kopula die Aktivität der Sexualduftdrüsen rasch ab (es wird in der Folgezeit auch kein Sexualduft mehr benötigt). Hierdurch ist einige Tage nach der Befruchtung schon kein Anreiz für Männchen mehr gegeben und weitere Kopulationen werden vermieden.

2) Bei den u n b e f r u c h t e t e n Weibchen ist ein rasches Ansteigen der Tätigkeit der Duftdrüsen bis etwa zum 6. Tag nach dem Schlüpfen zu beobachten, dann nimmt sie zögernd ab, aber in viel geringerem Maß als im ersten Fall (die Duftdrüsen haben ihren Zweck auch noch nicht erfüllt). Hieraus erklärt sich aber das nachlassende Interesse der Kaisermantelmännchen an älteren Weibchen.

Aus dem unterschiedlichen Kurvenverlauf scheint eindeutig hervorzugehen, daß der Unterschied zwischen den beiden Kurvenästen signifikant ist. Selbstverständlich wurde diese vermutete Signifikanz aber auch rechnerisch nachgeprüft.

5.2. Nachweis der Signifikanz der Ergebnisse

Nach den üblichen Verfahren wurde die Signifikanz der gefundenen Werte nachgewiesen.

5.2.1. Der u-Test

Der u-Test sei erläutert am Beispiel der 19 Tage alten Weibchen (siehe Tabelle 3), von denen das eine unbefruchtet und das andere befruchtet war.

Für das unbefruchtete Weibchen gilt:

$n_u = N_1 = 68$; $\bar{x}_u = 0{,}376$ Einh.; $s_u = \sigma_1 = 0{,}072$ Einh.

Für das befruchtete Weibchen gilt:

$n_b = N_2 = 56$; $\bar{x}_b = 0{,}291$ Einh.; $s_b = \sigma_2 = 0{,}074$ Einh.

Frage:

Stellt die Differenz $\bar{x}_u - \bar{x}_b = 0{,}376 - 0{,}291 = 0{,}085$ eine Zufallsabweichung dar oder nicht?

Nach E. Weber, S. 196, wird $P = \alpha = 0{,}01$ gewählt.

$$\sigma_d = \sqrt{\frac{n_b \cdot s_u^2 + n_u \cdot s_b^2}{n_u \cdot n_b}} = \sqrt{\frac{56 \cdot 0{,}072^2 + 68 \cdot 0{,}074^2}{68 \cdot 56}}$$

$$\sigma_d = \sqrt{\frac{0{,}662}{3808}} = \sqrt{0{,}00\,01\,74} = \pm\, 0{,}0132$$

$$u = \frac{\bar{x}_u - \bar{x}_b}{\sigma d} = \frac{0{,}376 - 0{,}291}{0{,}0132} = 6{,}48$$

Nach E. Weber, Tabelle 3, ist

$u_{0,01} = 2{,}576 \approx 2{,}58$ und

$u_{0,001} = 3{,}292 \approx 3{,}30$

Da $u = 6{,}48$ größer als $u_{0,01} \approx 2{,}58$

und sogar größer als $u_{0,001} \approx 3{,}30$ ist,

liegt keine Zufallsabweichung vor, sondern der Unterschied zwischen $\bar{x}_u$ und $\bar{x}_b$ ist signifikant!

Ähnliche Ergebnisse erhalten wir für den Vergleich der beiden 12 Tage und 28 Tage alten Weibchen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 enthalten.

Tabelle 4

Berechnete Werte für den u-Test

Km	Alter Tage	Befruchtung	Tage nach Kopulation	n	$\bar{x}$ Einh.	s Einh.	σ_d Einh.	u	$u_{0,01}$	$u_{0,001}$
144	12	--	--	96	0,397	0,093	0,0134	6,20	2,58	3,30
43	12	ja	7	76	0,314	0,082				
136	19	--	--	68	0,376	0,072	0,0132	6,48	2,58	3,30
106	19	ja	14	56	0,291	0,074				
113	28	--	--	52	0,347	0,095	0,0159	4,16	2,58	3,30
142	28	ja	24	76	0,281	0,077				

Gesamtergebnis: In allen drei Fällen sind die Unterschiede zwischen den Zellkerngrößen der Duftsäckchen bei unbefruchteten und befruchteten Weibchen signifikant!

5.2.2. Der t-Test

Der t-Test sei am gleichen Beispiel erläutert wie vorher der u-Test (19 Tage alte Weibchen, siehe Tabelle 3 und 4). Der Test wurde durchgeführt auf Grund der Angaben in E. Weber (1957) S. 196 und 197.

Für das unbefruchtete 19 Tage alte Weibchen gilt:

$\bar{x}' = \bar{x}_u = 0{,}376$ Einh.

$N_1 = n_u = 68$

$\sum(x_i' - \bar{x}')^2$ ist sinngemäß zu ersetzen durch

$\sum(x_i' - \bar{x}')^2 \cdot z_i = 0{,}347$

Die entsprechenden Werte für das befruchtete Weibchen sind:

$\bar{x}'' = \bar{x}_b = 0{,}291$ Einh.

$N_2 = n_b = 56$

$\sum(x_i'' - \bar{x}'')^2 \cdot z_i = 0{,}301$

Weiterhin ist $\bar{x}' - \bar{x}'' = 0{,}376 - 0{,}291 = 0{,}085$ Einh.

$$\sum(x_i' - \bar{x}')^2 \cdot z_i + \sum(x_i'' - \bar{x}'')^2 \cdot z_i = 0{,}347 + 0{,}301 = 0{,}648$$

$N_1 + N_2 - 2 = 68 + 56 - 2 = 122$

$$s_d^2 = \frac{\sum(x_i' - \bar{x}')^2 \cdot z_i + \sum(x_i'' - \bar{x}'')^2 \cdot z_i}{N_1 + N_2 - 2}$$

$$s_d^2 = \frac{0{,}648}{122} = 0{,}00531$$

$s_d = 0{,}0729$

$$t = \frac{\bar{x}' - \bar{x}''}{s_d} \cdot \sqrt{\frac{N_1 \cdot N_2}{N_1 + N_2}} = \frac{0{,}085}{0{,}0729} \cdot \sqrt{\frac{68 \cdot 56}{68 + 56}}$$

$$t = 1{,}17 \cdot \sqrt{30{,}71} = 6{,}49$$

Für $N_1 + N_2 - 2 = 122$ Freiheitsgrade ist nach Tafel 5 im Buch von E. Weber

$$t_{0,05} \approx 1,96.$$

Da $t > t_{0,05}$, ist der Unterschied der Zellkerndurchmesser signifikant!

Dasselbe gilt sogar für die viel härtere Bedingung

$$t_{0,01} \approx 2,58$$

und sogar für

$$t_{0,001} \approx 3,29.$$

Ganz entsprechend ist mit den anderen Wertepaaren für 12 Tage und 28 Tage alte Weibchen verfahren worden. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Sie zeigen, daß auch nach dem t-Test die beiden anderen Wertepaare stark signifikante Unterschiede aufweisen.

Tabelle 5 (1. Teil)

Berechnete Werte für den t-Test

lfd. Nr.	Km	Alter Tage	Befruchtung	Tage nach Kopulation	n	$\bar{x}$ Einh.	$\bar{x}'-\bar{x}''$ Einh.	$\sum(x_i-\bar{x})^2.z_i$
1	144	12	--	--	96	0,397	0,083	0,824
2	43	12	ja	7	76	0,314		0,508
3	136	19	--	--	68	0,376	0,085	0,347
4	106	19	ja	14	56	0,291		0,301
5	113	28	--	--	52	0,347	0,066	0,462
6	142	28	ja	24	76	0,281		0,450

Tabelle 5 (2. Teil)

lfd. Nr.	$\sum(x_i'-\bar{x}')^2.z_i + \sum(x_i''-\bar{x}'')^2.z_i$	N_1+N_2-2	s_d	t	$t_{0,05}$	$t_{0,01}$	$t_{0,001}$
1 2	1,332	170	0,0885	6,11	1,96	2,58	3,29
3 4	0,648	122	0,0729	6,49	1,97	2,61	3,35
5 6	0,912	126	0,0851	4,32	1,97	2,61	3,35

Die Spalten 2 - 7 entsprechen den ersten 6 Spalten von Tabelle 4. Die Bedeutung der restlichen Spalten geht aus den vorstehenden Erläuterungen hervor.

6. Dorsales Säckchen der Weibchen

Urbahn beschrieb 1913 bei verschiedenen Argynnis-Arten "ausstülpbare dorsale Duftsäcke". Nachdem er zunächst ihre Ähnlichkeit mit den von Müller beschriebenen "Stinkwülsten" der Maracujáfalter festgestellt hatte, kam er jedoch schließlich zu der Annahme, "daß die weiblichen Perlmutterfalter ihre dorsalen Duftsäcke nur dann zur Ausstülpung bringen, wenn sie kurz vor der Paarung mit einem Männchen stehen. Danach wäre also der Apparat entschieden als ein echtes weibliches Duftorgan anzusehen das zur Anlockung oder Reizung der männlichen Falter dient, und nicht etwa als zurückschrekkendes Verteidigungsmittel gebraucht wird".

Weder Magnus noch ich konnten die Ausstülpung der dorsalen Säckchen kurz vor der Paarung jemals beobachten. Stattdessen sah ich nur die zuvor beschriebenen Duftsäckchen bei sexueller Erregung der Weibchen in Funktion. Da aus dem Verhalten zunächst keine sicheren Rückschlüsse auf die Rolle der Dorsalsäckchen zu ziehen waren, sollte eine genauere morphologische Untersuchung Hinweise auf ihre Funktion geben. Dabei sollte auch festgestellt werden, während welcher Zeitspanne darin Sekret enthalten ist und welches sein Schicksal ist.

Das Säckchen wird von der stark vergrößerten Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. Tergit gebildet. Sie ist nach innen eingestülpt und zeigt zwei Aussackungen, wobei das Ganze jedoch einen Hohlraum bildet. Ich halte es deshalb für richtiger, nur von e i n e m Dorsalsäckchen zu sprechen, im Gegensatz zu Urbahn.

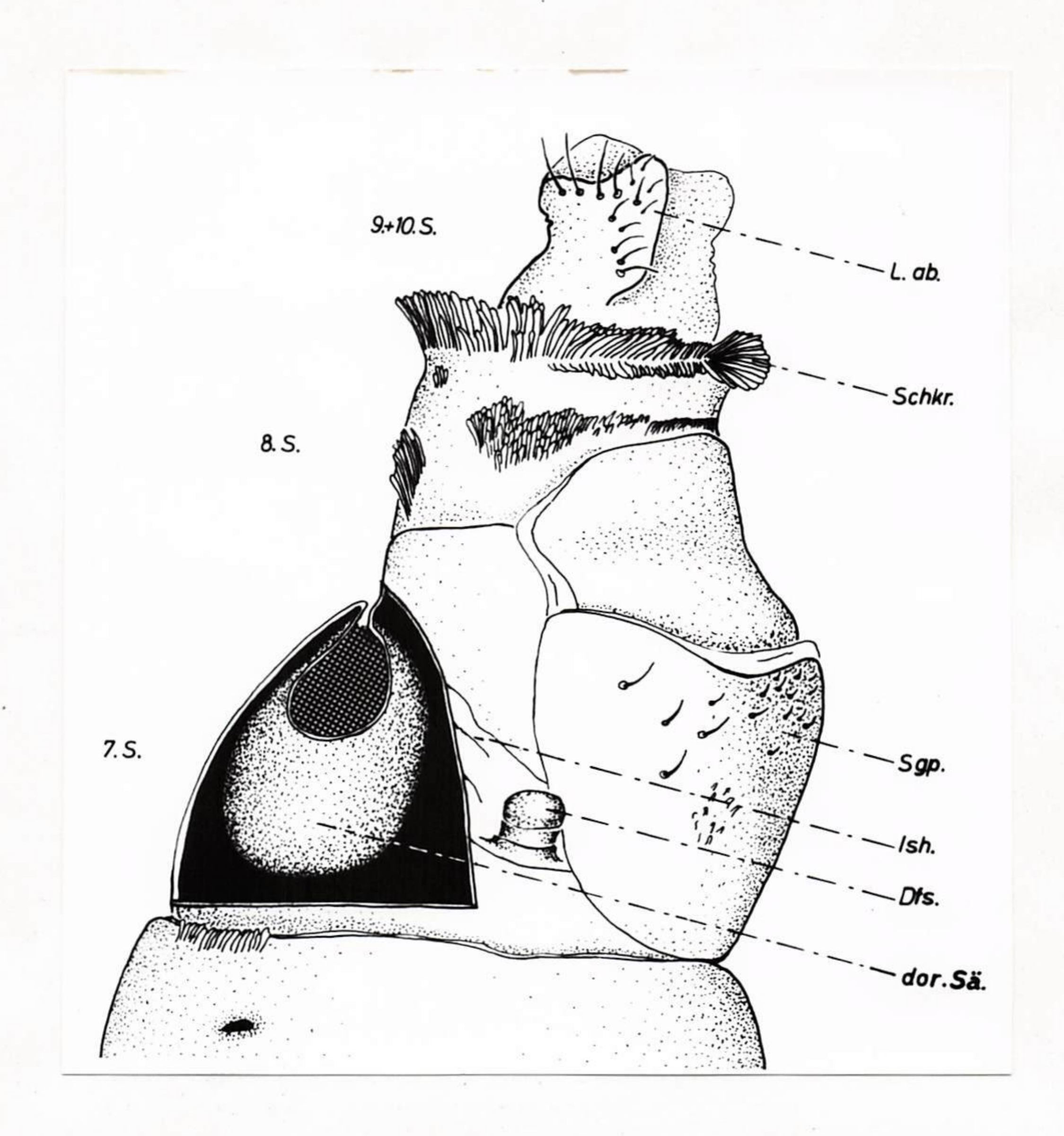


Abb. 44

Argynnis paphia, Weibchen. Abdomen von der Seite. Es wurde gestreckt und im 7. Segment von dorsal aus in der Mediane angeschnitten. Man blickt hier auf die linke Hälfte des Dorsalsäckchens. Beschuppung und Haare nur angedeutet. Vergr. 22 : 1

Seine äußere Gestalt (maximal gedehnt) zeigen die Abbildungen 44 bis 46. Hierzu wurde das Abdomenende eines befruchteten Weibchens in Kalilauge mazeriert. Die zurückbleibende Chitinhülle des Schmetterlings wurde aufgeschnitten und das Säckchen freigelegt. An seinem durchscheinenden Rand zeigt sich, daß die Intersegmentalhaut hier außerordentlich dünn ausgebildet ist.



Abb. 45

Argynnis paphia. Aufsicht auf das Dorsalsäckchen eines Weibchens 4 Wochen nach der Ablage der ersten befruchteten Eier. Es ist prall mit Sekret angefüllt. Durch dessen Schrumpfung hebt sich die Cuticula ab. Vergr. 22 : 1



Abb. 46

Argynnis paphia, Weibchen. Aufsicht auf die der Öffnung abgewandte Seite des Dorsalsäckchens (unten). Das Tergit ist auf einer Seite abgetrennt und herumgeklappt, so daß man auf die eigenartig geformte Bursa copulatrix blickt (links oben). Rechts oben das letzte, verschmolzene Segment. Vergr. 14 : 1

Eine Schnittserie durch ein unbefruchtetes Weibchen veranschaulicht die Gestalt des Säckchens (Abb. 47 bis 51). Die Intersegmentalhautfalte öffnet sich nach außen. Sie wird am Anfang von einer tief gewellten Vorwölbung des Körpers eingedrückt. In ihr liegen vor allem Längsmuskeln. Das Chitin besteht hier aus einer Endo- und einer Exocuticula, wobei letztere mit einer Anzahl kräftiger, kurzer, dornartiger Fortsätze versehen ist (Abb. 48). Abbildung 50 zeigt die zweimalige Aufgabelung des Dorsalsäckchens auf jeder Seite. Es besteht hier bereits nur noch aus einer dünnen Endocuticula. Schließlich läuft es in zwei getrennten Ästen aus (Abb. 51).

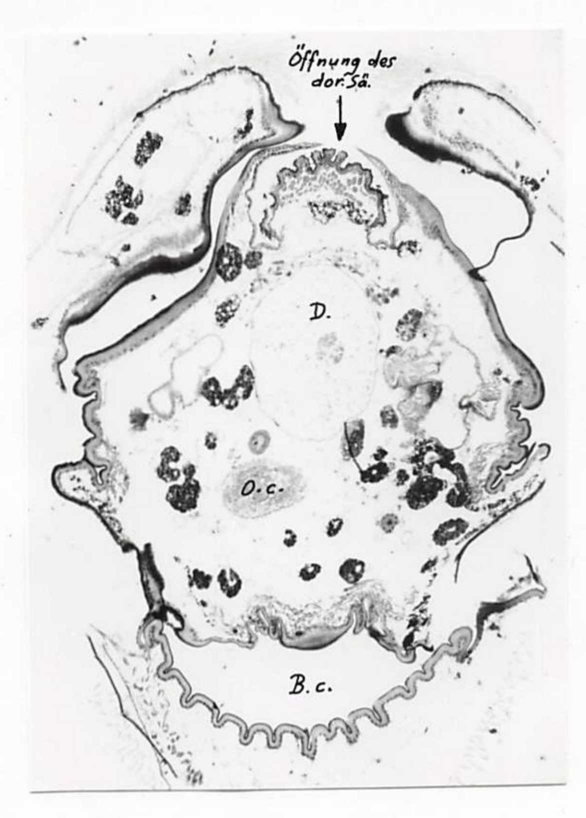


Abb. 47

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Querschnitt durch das Ende des 7. Segmentes. Die Öffnung des Dorsalsäckchens nach außen ist gut sichtbar. Vergr. 34 : 1

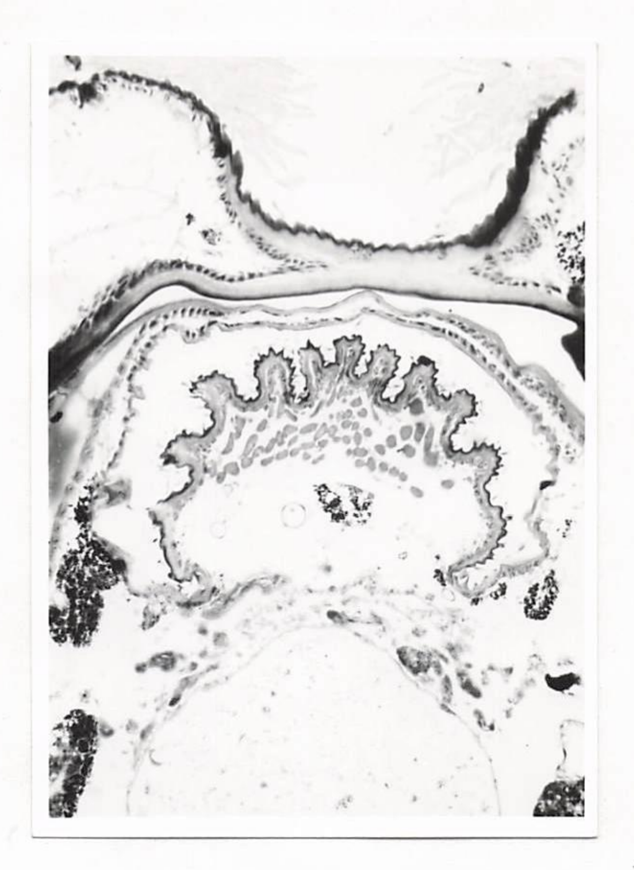


Abb. 48

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Querschnitt durch das geschlossene Dorsalsäckchen. Es wird von Intersegmentalhaut und sklerotisierter Cuticula des 7. Segments überdeckt. Vergr. 90 : 1

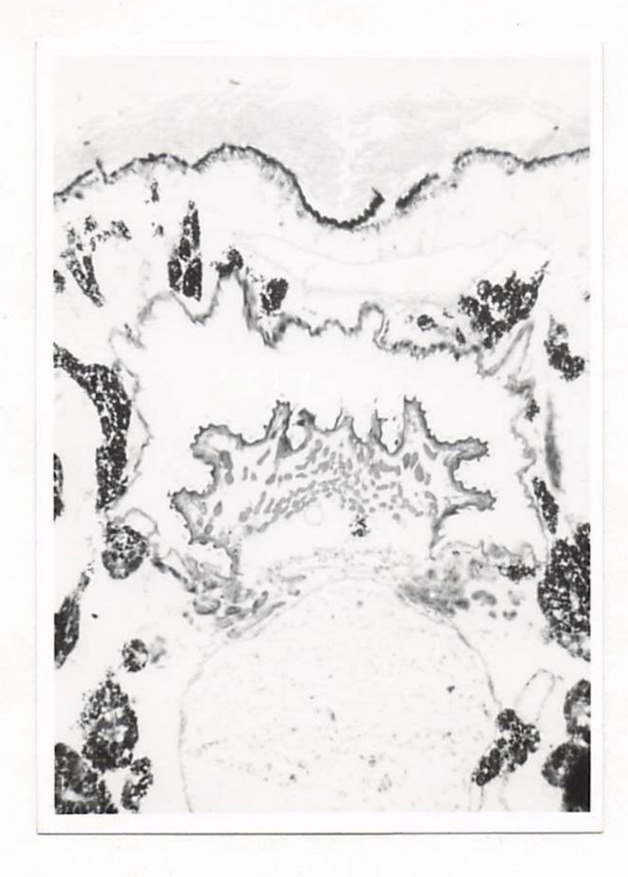


Abb. 49

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Querschnitt durch das noch einheitliche Dorsalsäckchen. Darüber das Herz, darunter der Darm. Vergr. 75 : 1

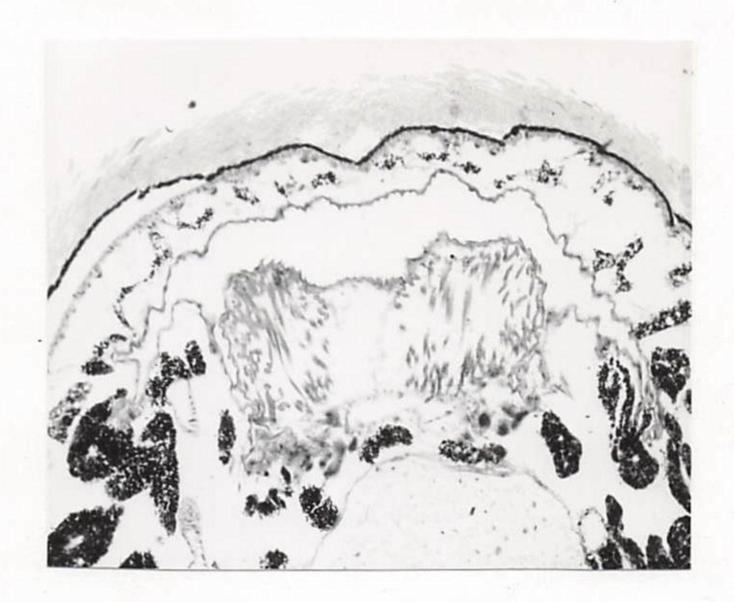


Abb. 50

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Querschnitt durch das Dorsalsäckchen. Die Seiten verzweigen sich paarig. Vergr. 53 : 1

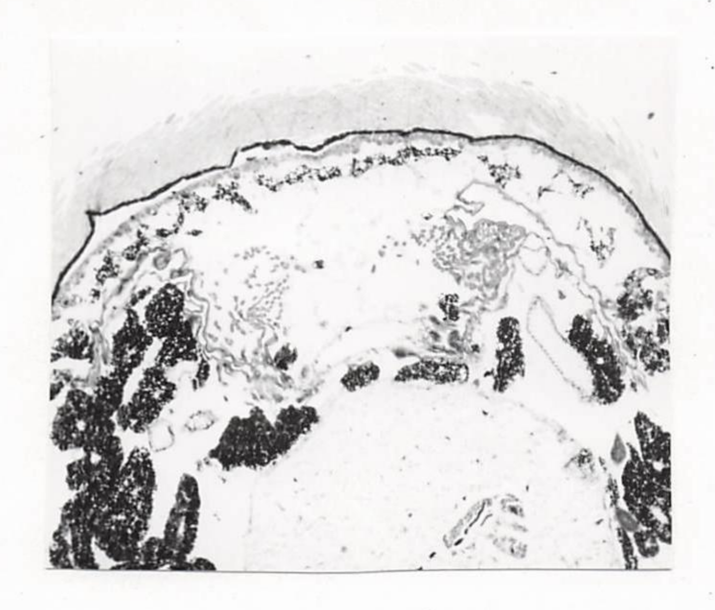


Abb. 51

Argynnis paphia, schlüpfreife weibliche Puppe. Querschnitt durch die zwei Äste nach der Teilung des Dorsalsäckchens. Vergr. 53 : 1

Da das Dorsalsäckchen aus vergrößerter Intersegmentalhaut besteht, ist es demzufolge auch in seiner ganzen Ausdehnung von einer Epidermis bedeckt. Sie ist ein Plattenepithel und zeigt keine besonders auffälligen Strukturen. Etwas vergrößert sind die Zellen an der Dorsalseite nahe der Öffnung des Säckchens. Hier findet sich auch, wie Urbahn schon feststellte, eine kleine Anhäufung von Zylinderepithel.

Die Dorsalsäckchen werden nach meinen Beobachtungen nicht ausgestülpt. Dies würde auch in Anbetracht der beträchtlichen Größe (ca. 2 mm Länge, 2,5 mm Breite) und der relativ kleinen Öffnung nach außen erhebliche Schwierigkeiten bereiten. Trotzdem ist hier eine kräftige Muskulatur entwickelt. Sie ist ein Teil des auf der Dorsalseite des Abdomens von Segment zu Segment ziehenden Muskelstranges, der für die Beweglichkeit des Hinterleibes der Schmetterlingsweibchen von Wichtigkeit ist. Das stark sklerotisierte 7. Tergit zieht in die Intersegmentalfalte zwischen dem 6. und 7. Segment hinein. An dieser Stelle finden die Muskeln ein festes Widerlager. Sie ziehen durch das ganze 7. Segment (Abb. 52) und sitzen nach Auffaserung am ventralen Teil des Dorsalsäckchens an. Die Abbildungen 47, 48, 49, 51 zeigen die Längsmuskulatur quergeschnitten, während Abb. 50 auch in etwa radialer Richtung zum Säckchen ziehende Muskelfasern zeigt. Diese Muskeln sind, wie bei den Insekten allgemein, quergestreift (Abb. 54).



Abb. 52

Argynnis paphia, Weibchen; frisch geschlüpft.
Teil eines Längsschnittes durch das 7. Segment.
Dorsalsäckchen mit Öffnung und Muskeln.
Vergr. 63 : 1

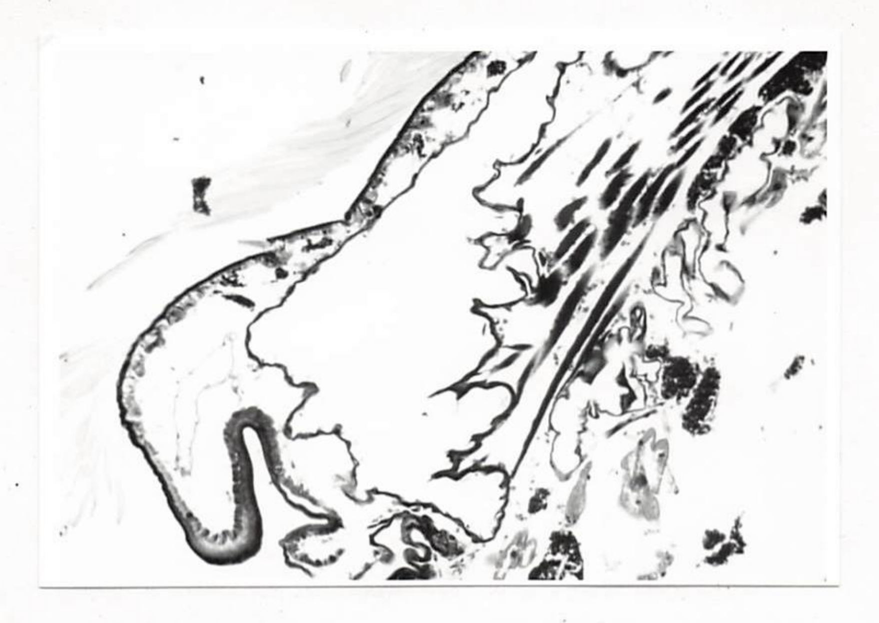


Abb. 53

Argynnis paphia, Weibchen; frisch geschlüpft.
Teil eines Längsschnittes durch das 7. Segment.
Dorsalsäckchen gerade geschlossen.
Vergr. 100 : 1



Abb. 54
Argynnis paphia, Weibchen; frisch geschlüpft. Teil eines Längsschnittes durch das 7. Segment. Ansatzstellen von Muskelfasern am Dorsalsäckchen. Die Querstreifung ist deutlich zu sehen. Vergr. 280 : 1

Wie die obigen Abbildungen 47 bis 53 zeigen, enthält das Säckchen bei schlüpfreifen weiblichen Puppen und frisch geschlüpften Weibchen kein Sekret. Es ist stark gefaltet und von den umgebenden Geweben zusammengedrückt. Urbahn deutete es als Sexualduftbehälter und schreibt: "Gewöhnlich ist ihr Inneres dicht angefüllt mit einem Sekret ...". Für mich war von Bedeutung, w a n n in dem Dorsalsäckchen von Argynnis paphia-Weibchen Sekret vorhanden ist und woher es stammt. Zu diesem Zweck fertigte ich Schnitte durch verschieden alte, in unterschiedlichem geschlechtlichem Zustand fixierte Tiere an +). Es wurden 7 unbefruchtete, 4 kopulierende und 3 befruchtete Weibchen untersucht, wobei neben dem älteren Material auch Tiere aus der laufenden Zucht verwandt wurden.

+) Herrn Prof. Dr. Magnus danke ich für die Überlassung von fixiertem Untersuchungsmaterial (ca. 10 Jahre alt).

Es ergab sich:

1) Das dorsale Säckchen ist bei u n b e - f r u c h t e t e n Weibchen immer gefaltet. Sekret ist bei jungen Schmetterlingen nie vorhanden. Bei älteren Tieren finden sich darin gelegentlich Schmutzteilchen und andere kleine färbbare Partikel, die wohl im Laufe der Zeit hineingelangt sind (Abb. 59).

2) Bei k o p u l i e r e n d e n Weibchen kann das Säckchen gefaltet sein und wenig Sekret enthalten oder auch ausgestreckt sein mit viel Sekret.

3) B e f r u c h t e t e Weibchen besitzen immer ein stark gedehntes Säckchen, das mit Sekret angefüllt ist (Abb. 55 bis 58). Die inneren Gewebe sind hierbei verdrängt.

Nachdem somit der Zeitpunkt der Sekretfüllung bekannt war, sollte ihre Herkunft aufgeklärt werden. Die nicht drüsig ausgebildeten Epidermiszellen der Dorsalsäckchenwand konnten diese großen Mengen an Material nicht gebildet haben. Da das Säckchen nach innen blind geschlossen ist, kann das Sekret nur von außen durch die Öffnung hineingelangen. Schnittserien durch in Kopula fixierte Tiere bestätigten diese Vermutung. Es wird v o m M ä n n c h e n g e b i l d e t und bei der Kopulation in die Bursa copulatrix gepreßt. Von hier aus gelangt es in einer rinnenförmigen Einfaltung der Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. Hinterleibsring zum Eingang des Dorsalsäckchens (Abb. 55).

Beim Einbringen in 70 %igen Alkohol schrumpft das Sekret etwas. Es hat dann steif-gallertige Konsistenz, um bei totaler Entwässerung in abso-

lutem Alkohol völlig hart zu werden. Bei Mikrotomschnitten fällt es dann zum Teil heraus. Seine Färbbarkeit ist außerordentlich gut. Mit Azocarmin färbt es sich rot, um am Ende der Azanfärbung jedoch durch das Anilinblau eine kräftig dunkelblaue Farbe anzunehmen. Die Bestandteile des Sekrets scheinen hauptsächlich Schleime zu sein, also Spermatophorenmaterial. Spermatozoiden sind nicht darin enthalten.



Abb. 55

Argynnis paphia, Weibchen; 9 Tage alt, 1 Tag nach Kopula. Querschnitt im Bereich zwischen 7. und 8. Segment. Reste von Spermatophorenmaterial in der Intersegmentalhautrinne (Pfeil) zwischen Bursa copulatrix und Dorsalsäckchen. Vergr. 22 : 1



Abb. 56

Argynnis paphia, Weibchen; 7 Tage alt, 1 Tag nach Kopula. Oben das Dorsalsäckchen mit Sekret (geschrumpft und gerissen), unten die Bursa copulatrix mit der Spermatophore. Vergr. 33 : 1

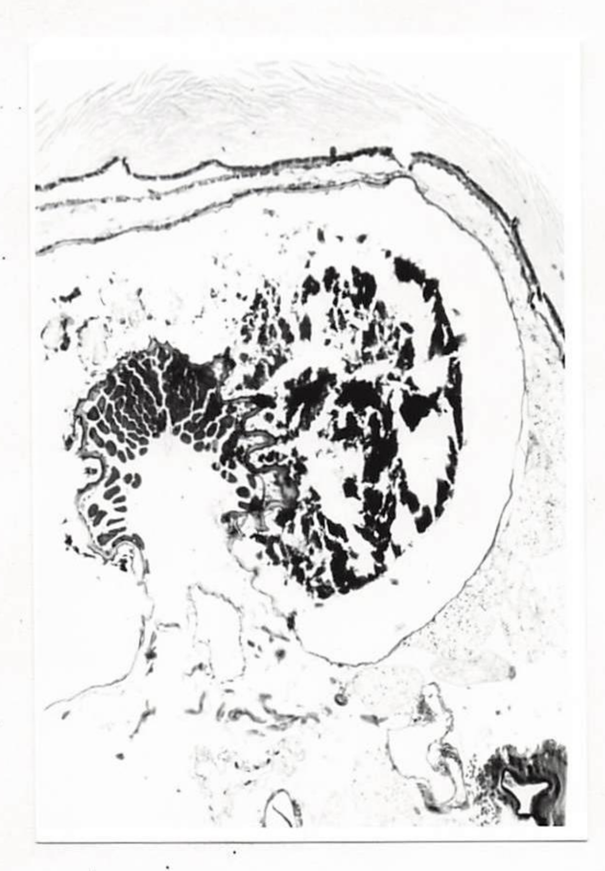


Abb. 57

Argynnis paphia, Weibchen; 12 Tage alt, 7 Tage nach Kopula. Querschnitt durch das ungeteilte Dorsalsäckchen. Es wurde durch das Sekret maximal gedehnt. (Sekret etwas geschrumpft und herausgefallen.) Vergr. 50 : 1



Abb. 58

Argynnis paphia, Weibchen; 12 Tage alt, 7 Tage nach Kopula. Querschnitt kurz nach der Teilung des Dorsalsäckchens. Es wurde durch das Sekret maximal gedehnt. (Sekret etwas geschrumpft und herausgefallen.) Vgl. hierzu untere Abbildung. Vergr. 50 : 1



Abb. 59

Argynnis paphia, Weibchen; 25 Tage alt, unkopuliert. Querschnitt durch das geteilte Dorsalsäckchen. Da kein Sekret darin enthalten ist, ist es stark gefaltet. Vergr. 50 : 1
Vgl. obere Abbildung.

Nachdem aus den histologischen Untersuchungen feststand, daß das Sekret im Dorsalsäckchen vom Männchen stammt und während der Kopulation hineingelangt, wurden Kaisermantelpärchen in Kopula aus nächster Nähe beobachtet.

Zunächst erfolgte die feste Verbindung der beiden Partner mit Hilfe der Harpagonen. Anschließend konnte man zunächst pumpende Bewegungen des männlichen Abdomens beobachten. Hierbei bestrichen die Hinterbeine des Weibchens das Abdomen des Männchens von vorne nach hinten. Nach einiger Zeit (ca. 1/2 bis 2 Stunden) sieht man kleine pumpende Bewegungen der weiblichen dorsalen Abdomenspitze, und zwar vor allem im Bereich des 7. Segments. Gleichzeitig ist hier Feuchtigkeit und die Bildung sehr kleiner Bläschen zu beobachten. Sie entstehen durch Austreten der Luft aus dem Dorsalsäckchen - durch Kontraktion und Entspannung der an ihm ansetzenden Muskelfasern, Abb. 52 - 54 - gegen das anströmende Sekret des Männchens. Der entlüftete Raum des Säckchens wird dann gleichzeitig von Sekret eingenommen, das so hineingesaugt wird.

Die Untersuchungsergebnisse zeigen, daß das Dorsalsäckchen der Weibchen n i c h t zur Anlockung und Reizung der männlichen Falter dient, wie Urbahn meinte, denn in dieser Phase ist noch gar kein Sekret vorhanden. Außerdem ist es Spermatophorenmaterial, das keineswegs stimulierend auf Männchen wirkt. In Versuchen mit erregten männlichen Kaisermänteln, denen das Sekret an Attrappen vorgelegt wurde, konnte dies gezeigt werden.

V. ZITRONENFALTER

1. Duftanbieteverhalten der Weibchen

Wie eingangs schon beschrieben, zeigen nur überwinterte Zitronenfalter eine sexuelle Aktivität. Aus diesem Grund beobachtete ich sie im zeitigen Frühjahr im Freien und fing eine Anzahl befruchteter und unbefruchteter Weibchen für Beobachtungen in kleinen Käfigen und zum Aufbau einer Zucht.

Man kann beim Zitronenfalter ähnlich wie beim Kaisermantel eine Flug- und eine Bodenbalz unterscheiden. Das Männchen sucht als aktiver Teil im Fluge das Weibchen auf. Ist letzteres bereits etwas erregt, so beginnt es den Balzflug, wobei es rückwärts fliegt. Myers (1960), dessen Beobachtungen weitgehend bestätigt werden konnten, beschreibt den weiteren Verlauf wie folgt: "Das Männchen folgt, ruckartig zum Abdomen stoßend, ebenfalls im Rückwärtsflug. Während dieses eigenartigen Fluges hält das Weibchen das Abdomen immer stark nach dorsal gekrümmt. Bisweilen setzt es sich nieder. Wird es vom Männchen berührt, klappt es ruckartig die Flügel auseinander und richtet das Abdomen steil aufwärts."

Dieses Verhalten der sitzenden Weibchen war im Zuchtkäfig sowohl bei überwinterten als auch bei frisch geschlüpften Tieren immer wieder festzustellen. Myers bezeichnet es als eine "Abwehrstellung". Ich möchte mich dieser Auffassung zunächst anschließen und ebenfalls das Abstellen des Abdomens und Herunterklappen der Flügel bei Zitronenfalterweibchen (auch bei einem Weißling konnte ich es beobachten) als Abwehrreaktion gegen arteigene und fremde Schmetterlinge, allgemein gegen mechanische Einflüsse, deuten. Man kann

diese Stellung jedoch auch bei Einwirkung chemischer Stoffe (z. B. Essigsäureäthylester) beobachten. Ein derartiges Verhalten tritt sowohl bei Weibchen als auch bei Männchen auf, wobei es jedoch bei weiblichen Tieren ungleich viel häufiger zu finden ist.

Bei näherem Hinsehen konnte ich jedesmal beim Abstellen des Abdomens der Weibchen ein kleines Schuppenbüschel am Ende des Hinterleibes erkennen, das hier ausgestülpt wurde (Abb. 61, 62). Es war bei überwinterten Tieren von hell- bis dunkelbrauner Farbe und wurde beim Übergang in die Ruhehaltung (Abb. 60) wieder eingezogen. Freiling (1909) entdeckte diese Schuppen bei morphologischen Arbeiten und beschrieb sie als Duftbüschel. Für seine Untersuchungen benutzte er Ende August gefangene Tiere und bezeichnete hier die Farbe der Schuppen als "vollkommen weiß". Nachdem bei mir Anfang Juni die ersten Falter in Gefangenschaft geschlüpft waren, erschienen ihre Schuppenbüschel tatsächlich ebenfalls weiß und es war bei ihnen auch noch im Oktober der Fall.

Für diesen Farbunterschied des abdominalen Schuppenbüschels der nicht überwinterten und überwinterten Weibchen gibt es zwei Erklärungsmöglichkeiten. Entweder die Schuppen (über ihre Lage siehe nächstes Kapitel) werden beim Einbringen der männlichen Spermatophore bei der Befruchtung durch diese verfärbt, oder die Braunfärbung entsteht durch Reste des weiblichen Sexualduftes. In beiden Fällen kann die Verfärbung der Schuppen nur im Frühjahr stattfinden, da die nicht überwinterten Tiere nach meinen Beobachtungen immer sexuell inaktiv sind.

Daraufhin untersuchte ich zwei überwinterte Zitronenfalterweibchen, die im zeitigen Frühjahr beim Balzflug gefangen wurden. Nachdem sie mehrere Monate in Gefangenschaft gehalten wurden ohne Eier abzulegen, kann man mit Sicherheit sagen, daß sie unbefruchtet waren. Auch bei ihnen waren die betreffenden Schuppen bereits hellbraun gefärbt. Damit wird deutlich, daß die Verfärbung durch ein Duftsekret erzeugt werden muß, das in der sexuellen Erregungsphase gebildet wird. Das Schuppenbüschel ist somit, wie Freiling richtig vermutete, ein Duftbüschel.

Das Aufrichten des Abdomens, das wohl unter Zusammenwirken von Muskulatur und Erhöhung des Binnendruckes erfolgt, stellt normalerweise mit dem Herunterklappen der Flügel (wobei diese an die Unterlage angelegt werden) eine A b w e h r - r e a k t i o n dar. Hierbei wird immer automatisch durch den Druck der Leibeshöhlenflüssigkeit das Duftbüschel ausgestülpt. Dieses Verhalten geht jedoch bei steigender sexueller Erregung der Weibchen in einen Teil der B a l z h a n d - l u n g über. Hierbei sind Drüsenzellen unter den Duftschuppen aktiv und produzieren Sekret, das durch die Schuppen abgegeben wird (nächstes Kapitel). Durch das Aufrichten des Abdomens und Ausstülpen des Duftbüschels, sogar während des Balzfluges, wird das Duftsekret in eine für die rasche Verdunstung günstige, exponierte Lage gebracht.

Die männlichen Zitronenfalter erkennen ihre Artgenossen zunächst optisch, wobei sie auch arteigene Männchen oder Attrappen, beklebt mit Männchenflügeln, anfliegen. Sie suchen ihre Weibchen im Fluge. Dies unterscheidet ihr Sexualverhalten

unter anderem von dem des Tagpfauenauges, dessen Männchen meist auf einem festen Standort (Erde, Pflanze) sitzen und alle vorbeifliegenden Schmetterlinge gegen den hellen Himmel als Silhouette sehen und "anspringen". Während Inachis also aus nächster Nähe anhand des Duftes erst feststellen muß, ob ein arteigenes und kopulationsfähiges Weibchen vorliegt, erkennen Gonepteryx rhamni-Männchen ihre Artgenossen oft schon optisch (die häufigste Verwechselung geschieht mit anderen hellen Faltern, wie z. B. Weißlingen) und brauchen durch deren Duft nur noch festzustellen, ob es sich um ein Weibchen handelt, und ob es noch unbefruchtet ist.

Die Zitronenfalterweibchen bewirken mit der beschriebenen Verhaltensweise somit je nach ihrem physiologischen Zustand zwei verschiedene Dinge. Das Abstellen des Abdomens und Aufrichten des Duftbüschels ist zunächst eine Abwehrhaltung gegen ein sich näherndes Männchen, wobei bei Vorhandensein von Duft dieser bereits freigesetzt wird und dem männlichen Partner ein unbefruchtetes Weibchen anzeigt. Der weibliche Sexualduft steigert die Erregung des Männchens, wodurch vermehrt männlicher Duft abgegeben wird. Dieser wirkt wieder auf das Weibchen zurück und so wird allmählich seine Abwehrreaktion abgebaut und seine sexuelle Erregung erhöht. Die beiden Partner schaukeln sich so durch chemische und auch mechanische Reizung auf ein gemeinsames Erregungsniveau hinauf. Das A b w e h r verhalten wird somit bei unbefruchteten, überwinterten (duftenden) Gonepteryx rhamni-Weibchen gleichzeitig zu einem D u f t a n b i e t e verhalten.

Photographien zum Verhalten von Gonepteryx rhamni-Weibchen

Die Bilder wurden mit einer Edixa-mat-reflex-Kamera mit Elektronenblitz gemacht. Objektiv: Schneider Xenon; Blende 16 - 22; Belichtungszeit 1/30 und 1/60 sek.



Abb. 60
Weibchen in Ruhehaltung am Käfigdeckel. Vergr. 1,8 : 1



Abb. 61
Weibchen in Abwehr- bzw. Duftanbietehaltung mit dorsal abgestelltem Abdomen und ausgestülptem Duftbüschel. Vergr. 1,8 : 1



Abb. 62
Weibchen in Abwehr- bzw. Duftanbietehaltung. Das ausgestreckte Duftbüschel am Abdomenende ist gut sichtbar. Vergr. 1,8 : 1

2. Duftbüschel des Weibchens

Durch das Duftanbieteverhalten der Zitronenfalterweibchen und den Farbunterschied der Duftschuppen der nicht überwinterten und überwinterten Tiere darauf aufmerksam geworden, untersuchte ich das Duftbüschel näher. Hierbei weise ich besonders auf das entsprechende Kapitel aus der Arbeit von Freiling (1909) hin. Ich möchte an dieser Stelle kurz über die Lageverhältnisse berichten und habe mich im übrigen bemüht, möglichst nur Ergänzendes und Neues zu Freilings Untersuchungen zu bringen.

2.1. Lage des Duftbüschels

Das Duftbüschel wird, wie beschrieben, jeweils nur in einer bestimmten Verhaltensphase ausgestülpt und ist normalerweise immer eingezogen. Um es sichtbar zu machen, wurde es bei frisch getöteten Tieren durch Injektion von Fixierungsmittel in das Abdomen ausgestülpt, wie es bereits beim Kaisermantel beschrieben wurde.

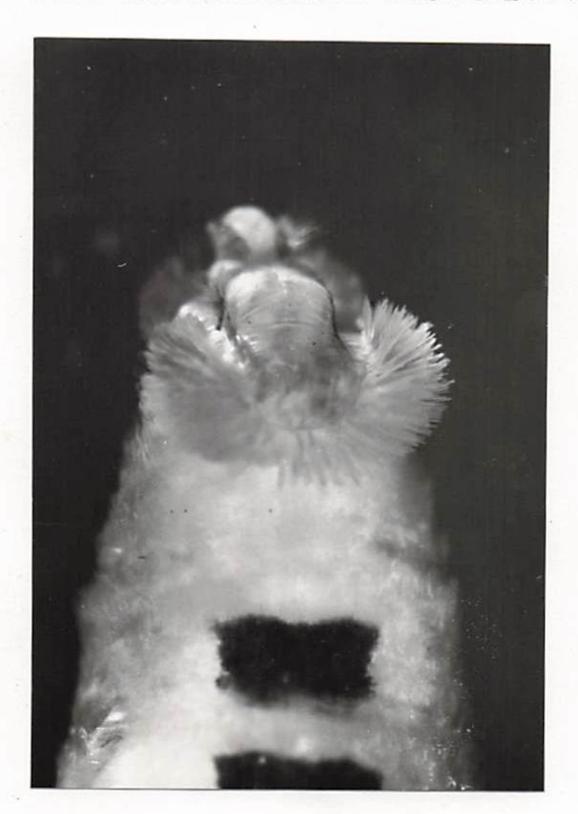


Abb. 63

Gonepteryx rhamni, Weibchen. Abdomenende ventral mit ausgestülptem Duftbüschel. Das Ostium bursae ist sichtbar.
Vergr. 110 : 1

Die Duftschuppen stehen an der Intersegmentalhaut zwischen dem 7. und 8. Sternit. Hier befindet sich auch die primäre Geschlechtsöffnung, die am Grunde der tief eingesenkten Hautfalte liegt.



Abb. 64
Gonepteryx rhamni, Weibchen; frisch geschlüpft. Querschnitt durch das 7. Segment, nahe der Grenze zum 8. Segment. Unten die Duftschuppen.
Vergr. 38 : 1

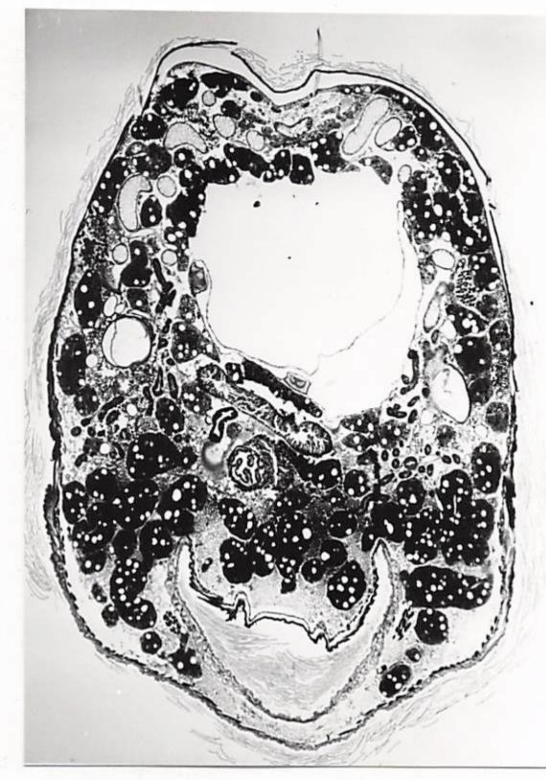


Abb. 65
Gonepteryx rhamni, Weibchen; frisch geschlüpft. Querschnitt durch das 7. Segment. Oben Darm, unten Tasche des Duftbüschels, dazwischen der Oviductus communis und sehr viel Fettkörper.
Vergr. 33 : 1

An der nach innen umgeschlagenen Wandung des 7. Segmentes steht die Mehrzahl der Schuppen. Ein Blockdiagramm mag über diese Verhältnisse und die Lage der übrigen Organe des Abdomenendes von Zitronenfalterweibchen informieren.

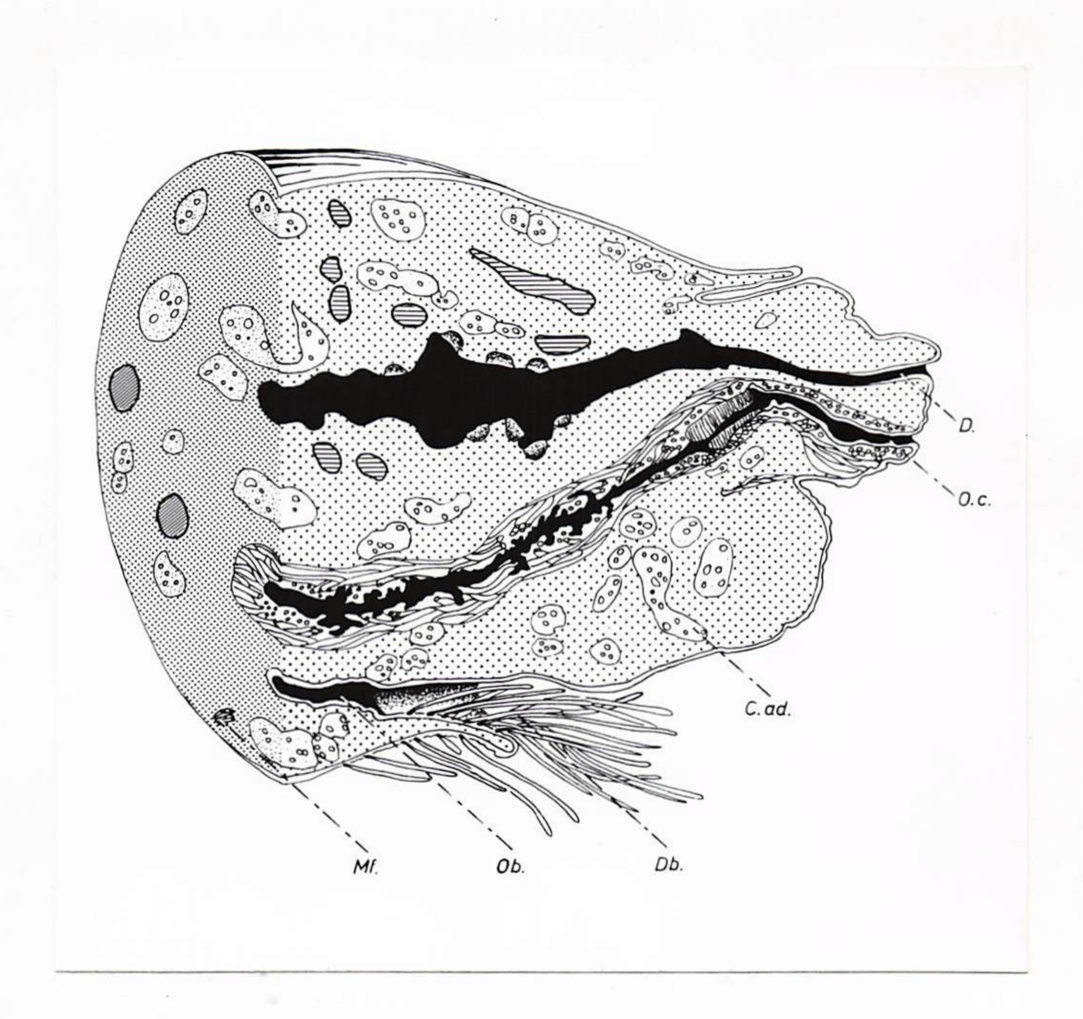


Abb. 66

Gonepteryx rhamni, Weibchen. Blockdiagramm der letzten Abdomensegmente. Das Duftbüschel ist ausgestülpt. Vergr. 24 : 1

2.2. Zur Funktion des Duftbüschels

Die Duftschuppen inserieren in der Intersegmentalhaut, die, wie ihre blaue Farbe nach der Azanfärbung anzeigt, kaum sklerotisiert ist. Sie besitzen unten ein kurzes Stielchen, das in einem Chitinbecher steckt. Die Epidermis ist hier drüsig ausgebildet und enthält relativ große Kerne.



Abb. 67

Gonepteryx rhamni, Weibchen; überwintert, unbefruchtet. Ausschnitt aus einer sagittal geschnittenen Duftfalte mit Drüsenzellkernen und Duftschuppen. Vergr. 600 : 1

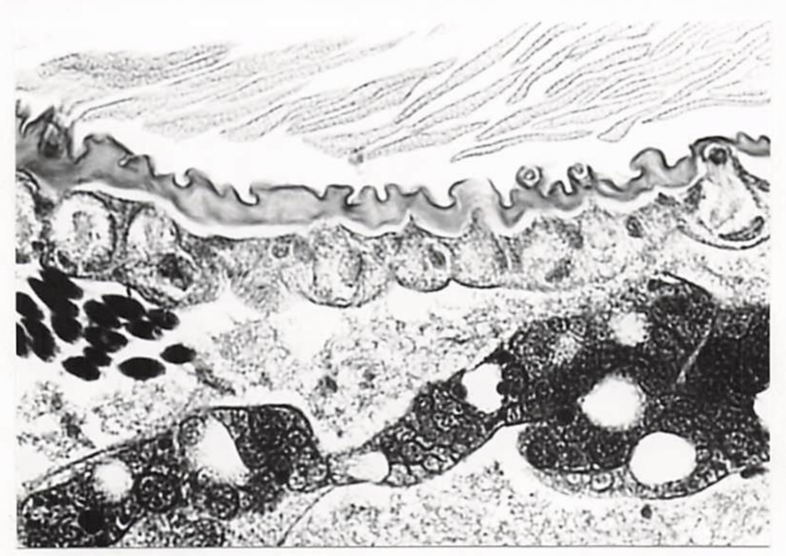


Abb. 68

Gonepteryx rhamni, Weibchen; frisch geschlüpft. Querschnitt durch die Duftfalte. Drüsenzellen mit Kernen. Vergr. 365 : 1

Bei jeder Abwehrreaktion der Zitronenfalterweibchen wird die Intersegmentalhautfalte etwas nach außen geschoben und leicht aufgebläht. So wird das Schuppenbüschel entfaltet und gelangt in eine exponierte Lage, wo bei Vorhandensein von Duftsekret dieses verdunsten kann. Dies alles erfolgt durch Erhöhung des Binnendruckes im Abdomen der Tiere, was man leicht durch Injektion einer Flüssigkeit nachahmen kann. Zum Einziehen des Büschels beim Übergang der Weibchen in die Normalhaltung schreibt Freiling: "Beim Zurücktreten des Blutes kehrt dann auch das Duftorgan infolge der Elastizität der Intersegmentalfalte, an deren ventralen Wandung die Duftschuppen sitzen, in seine normale Lage zurück, ohne daß besondere Retractoren dazu in Tätigkeit treten müssen."

Bei histologischen Untersuchungen fand ich jedoch Muskulatur, die zweifellos durch Kontraktion den überwiegenden Teil des Einziehens des Duftbüschels besorgt, wobei die Elastizität der Intersegmentalfalte etwas mit dazu beitragen mag. Sie besteht aus zwei Muskelsträngen (Abb. 69), die etwas lateral gerückt an der Intersegmentalhaut ansetzen und zum vorderen Teil des 7. Sternits ziehen, wo sie nahe der Segmentgrenze ihr Widerlager finden (Abb. 70). Die hintere Ansatzstelle der Muskelfasern befindet sich an der Umbiegungsstelle der tief ins Abdomen ziehenden Intersegmentalfalte (Abb. 71). Wie die Abbildung zeigt, sind die Fasern ebenfalls quergestreift.

Die beschriebene Muskulatur ist bei der Abwehrbzw. Duftanbietehaltung des Gonepteryx rhamni-Weibchens gestreckt, da es sein Abdomen dabei nach der Dorsalseite abstellt. Beim Übergang in die Normalhaltung läßt der Binnendruck nach und die ventralen

Muskelstränge kontrahieren sich. So wird bei gleichzeitiger Entspannung der Dorsalmuskulatur das Abdomen in die Gerade gezogen und das Duftbüschel eingefaltet, so daß kaum mehr Sexualduft verdunsten kann.



Abb. 69

Gonepteryx rhamni, Weibchen; überwintert. Schräger Querschnitt durch den unteren hinteren Teil des 7. Segmentes. In der Mitte das Ostium bursae, an den Seiten die ausgestreckten Falten mit Duftschuppen und Retraktoren. Vergr. 80 : 1

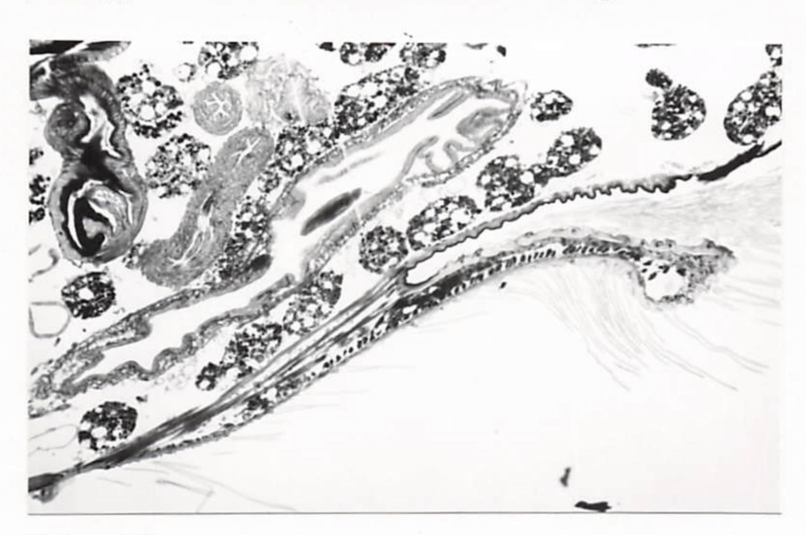


Abb. 70

Gonepteryx rhamni, Weibchen; 18 Tage alt; Duftbüschel ausgestülpt. Teil eines Sagittalschnittes durch das 7. Segment. Die Retraktoren des Duftbüschels sind in voller Länge zu sehen. Vergr. 60 : 1

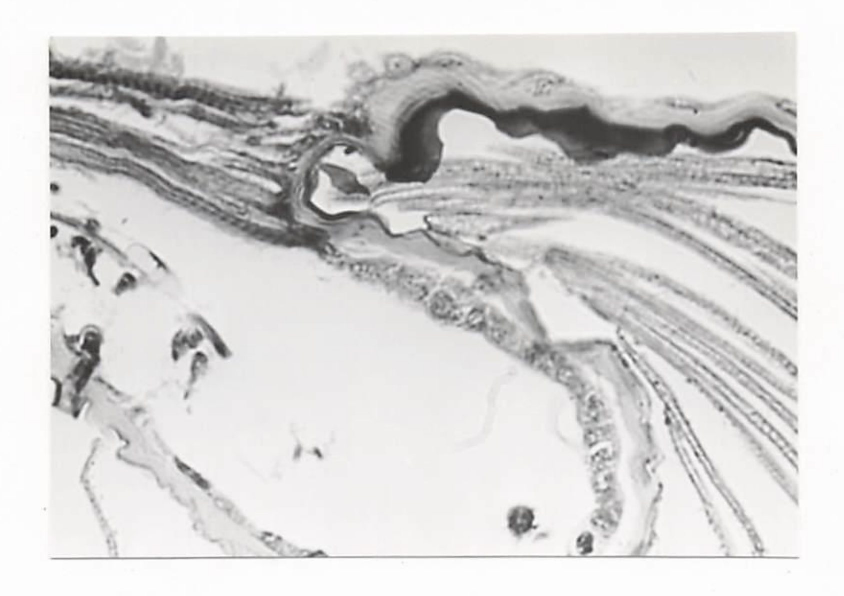


Abb. 71
Gonepteryx rhamni, Weibchen. Ansatz der Muskelfasern (links oben) an der Duftfalte. Die Querstreifung ist sichtbar. Rechts Duftschuppen. Vergr. 430 : 1

2.3. Duftschuppen

Die Duftschuppen sind auf den ersten Blick kaum anders gebaut als die normalen Schuppen des weiblichen Abdomens. Jedoch fällt letzteren gegenüber ein deutlicher Größenunterschied auf und außerdem zeichnen sie sich durch eine große Uniformität ihrer Gestalt aus. Sie zeigen nahezu alle die Form der Abbildungen 74 und 75, während die normalen Abdomenschuppen meist zwei- oder dreizähnig sind oder auch eine andere Gestalt aufweisen. Ganzrandig sind diese selten und dann deutlich kürzer als die Duftschuppen. Durchschnittsmaße verschiedener Schuppen gibt die folgende Tabelle an:

Schuppe	Länge in mm	Breite in mm
Duftschuppe	0,613	0,0813
ganzrandige Normalschuppe der Abdomenspitze	0,312	0,0846
zweizähnige Normalschuppe der Abdomenspitze	0,429	0,0611
dreizähnige Normalschuppe der Abdomenspitze	0,342	0,0715

Aus obigen Angaben ergibt sich folgender Größenvergleich: Die Duftschuppen sind 1,43mal so lang wie die zweizähnigen Normalschuppen der Abdomenspitze und 1,33mal so breit. Im Vergleich mit den dreizähnigen Schuppen sind sie 1,8mal so lang und 1,14mal so breit. Die durchschnittliche Dicke der Duftschuppen beträgt ca. 0,009 mm. Sie besitzen damit nahezu die vierfache Dicke der Normalschuppen (vgl. zu diesen Maßen die Angaben bei Freiling).

Die Duftschuppen besitzen eine dünne Spreite, die nach unten an Dicke zunimmt (Abb. 72 und 73). Außerdem sind sie an den Seiten verstärkt. In ihrem Innern befinden sich maschig-wabige Chitinstrukturen. Die Oberfläche ist mit regelmäßigen, parallel verlaufenden Erhöhungen und Vertiefungen versehen. In letzteren liegen Poren, die jeweils am Ende eines Kanales sitzen, der offensichtlich nahe bis zur glatten, porenlosen Duftschuppenunterseite zieht (Abb. 72 Pfeile).

Wie im Kapitel V 1. schon beschrieben, haben die Duftbüschel, d. h. die Einzelschuppen bei nicht überwinterten und überwinterten Gonepteryx rhamni-

Weibchen verschiedene Farbe. Wie dort auch schon gezeigt wurde, muß diese durch Reste des Duftsekrets hervorgerufen werden. Es wird im Frühjahr bei überwinterten (unbefruchteten) Weibchen in epidermalen Drüsenzellen unter den Duftschuppen gebildet. Von diesen, die als Docht wirken, wird es hochgesaugt und vor allem durch die Poren der Oberseite verdunstet. Hierbei lagert sich wohl ein nichtflüchtiger Sekretrückstand auf der Oberfläche der Schuppen ab, der mit zunehmender Menge und mit zunehmender Dauer seiner Berührung mit der Luft eine immer dunkler werdende braune Farbe annimmt. Es bilden sich mit der Zeit kleine Anhäufungen des Rückstandes, wie die Abbildungen 75 und 76 zeigen. Die Schuppenoberfläche nicht überwinterter Zitronenfalterweibchen ist glatt und völlig weiß.

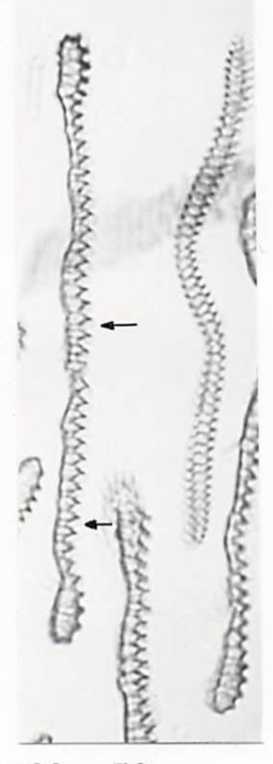


Abb. 72

Gonepteryx rhamni, Weibchen. Querschnitt durch den oberen Teil der Duftschuppenspreite. Poren gut sichtbar (Pfeile). Vergr. 950 : 1



Abb. 73

Gonepteryx rhamni, Weibchen. Querschnitt durch den unteren Teil der Duftschuppenspreite. Vergr. 750 : 1

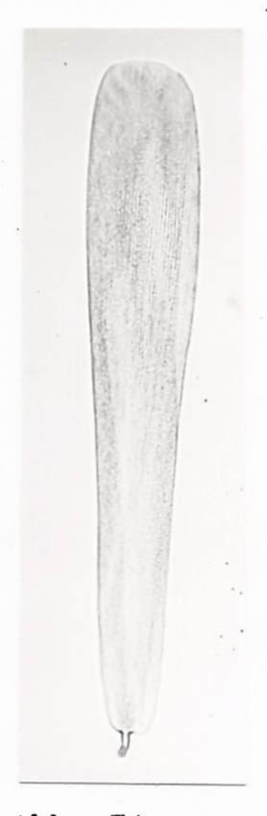


Abb. 74

Gonepteryx rhamni, Weibchen; 2 Monate alt. Duftschuppe (ohne Sekretrückstände). Vergr. 150 : 1



Abb. 75

Gonepteryx rhamni, Weibchen; bei Flugbalz gefangen (überwintert). Duftschuppe mit Sekretresten. Vergr. 170 : 1

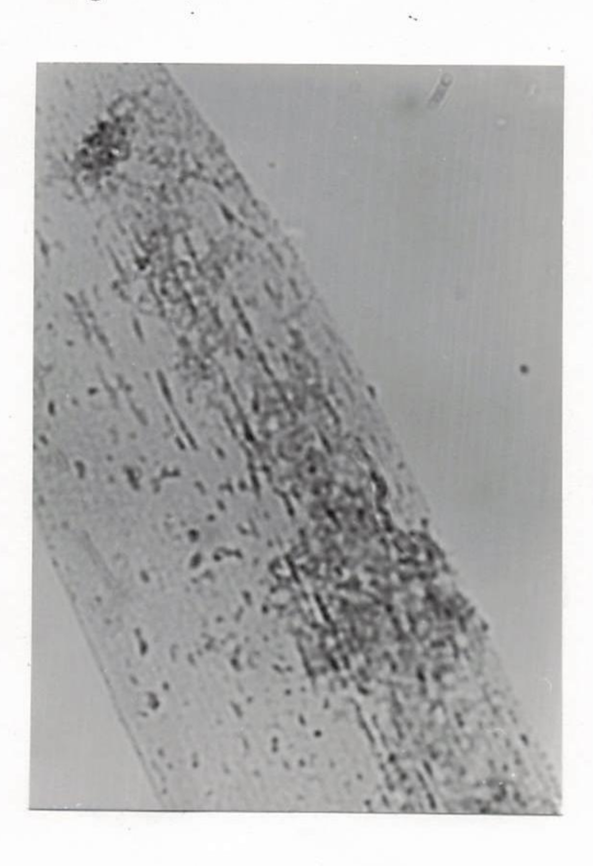


Abb. 76

Gonepteryx rhamni, Weibchen; bei Flugbalz gefangen. Ausschnitt aus Duftschuppe mit Sekretresten. Vergr. 630 : 1

VI DISKUSSION

Der Sexualduft ist im Tierreich bei einem, meist aber bei beiden Geschlechtern weit verbreitet. Bei den Insekten wurde er als "Ektohormon" bezeichnet, da er in kleinsten Konzentrationen wie ein Hormon auf einen Organismus wirkt und ganz spezifische Reaktionen hervorruft. Man nannte den Duft E k t o hormon, da er a u ß e r h a l b des Erzeugerkörpers einen anderen gezielt beeinflußt. In der Biologie und Biochemie hat sich inzwischen für diese Wirkstoffklasse allgemein der Ausdruck "Pheromone" eingebürgert.

Man kann beim Schmetterlingsexualduft zwei Wirkungsweisen unterscheiden. Da er meist sehr artspezifisch ist, erkennen sich die Geschlechter einer Art hieran. Gleichzeitig wirkt er jedoch auch sexuell erregend. Durch den Duft des Männchens wird das Weibchen dazu angeregt, verstärkt Riechsekret abzugeben, und hierdurch wird das Männchen weiter sexuell erregt. So "schaukeln" beide Partner ihre Erregung durch gegenseitige chemische und zum Teil auch mechanische Reizung (Männchen) bis auf das Kopulationsniveau hinauf.

Zwischen Inachis io und Argynnis paphia ist im Gefangenschaftssexualverhalten ein deutlicher Unterschied festzustellen. Während die kopulationsbereiten, weiblichen Tagpfauenaugen bei Annäherung eines arteigenen Männchens nahezu immer passiv sind, bis auf ein gelegentliches leichtes Öffnen der Flügel, reagieren die weiblichen Kaisermäntel in Kopulationsstimmung immer sehr erregt. Sie richten ihr Abdomen auf ein vorbeilaufendes, duftabgebendes Männchen aus, wobei es gestreckt wird und die Duftsäckchen ausgestülpt werden (Abb. 78 S. 109). Oft beobachtete ich pumpende Bewegungen.

Hierbei kann das Sekret leicht verdunsten und dem Männchen wird dann eine maximale Menge angeboten.

Da die Inachis-Weibchen keine Duftsäckchen haben, sondern nur ein Drüsenfeld an einer schon in Normalhaltung exponierten Stelle und die Glandulae odoriferae, bringt bei ihnen das Ausstrecken des Abdomens keine Verstärkung des verdunstenden Duftes. Allenfalls pumpende Bewegungen der Abdomenspitze, wie man sie ja auch beobachten kann, lassen den Riechstoff der Drüsenschläuche aus dem Oviductus communis besser hervortreten. Außerdem trägt das leichte Öffnen der Flügel, die sonst das Abdomen bedecken, zum Freisetzen des Sexualduftes bei (Abb. 77 S. 109).

Ein "Anbieten" in der Form, daß Weibchen in höchster sexueller Erregung ihre Abdomenspitze aktiv auf die Männchen hin ausrichten, ist anscheinend bisher weder bei einem Tagfalter noch bei einem Nachtfalter beschrieben worden. Man muß annehmen, daß dieses Verhalten bei dieser Insektenordnung entweder sehr selten vorkommt, oder ganz allgemein recht unauffällig ist.

Es hat den Anschein, als ob die Weibchen zu ihren Reaktionen gegenüber den Männchen durch Duft u n d durch optische Wahrnehmung veranlaßt werden. Sitzt nämlich ein Weibchen dieser Art am Käfigdeckel und ein Männchen flattert auf dem Boden umher, so hebt das Weibchen sein Abdomen an. Es ist nicht anzunehmen, daß es das Männchen aus einer Entfernung von 16 - 18 cm als solches optisch erkannt hat. Außerdem kann es sicher keine morphologischen Unterschiede zwischen den Geschlechtern feststellen auf Grund deren sich das Weibchen bei

vorbeilaufenden Männchen oder Weibchen anders verhalten könnte.

Die Argynnis paphia-Weibchen reagieren offensichtlich nur auf den ihnen zugewehten D u f t als Schlüsselreiz. Hat ein Weibchen ein Männchen jedoch anhand des Duftes als solches erkannt, dann folgt als nächstes der o p t i s c h e Reiz. So scheint besonders das Ausrichten des Weibchens auf das Männchen hin und das sich "Mitdrehen" des Weibchens, wenn das Männchen um es herumläuft, weitgehend optisch gesteuert zu sein, wobei jedoch ab und zu Männchenduft wahrgenommen werden muß. Auf vorbeilaufende Weibchen erfolgt, ohne daß ein Männchen in der Nähe ist, keine Reaktion. Sie besitzen keinen Männchenduft.

Beim Zitronenfalterweibchen ist das Aufrichten des Abdomens und Anlegen der Flügel an die Unterlage (Abb. 79) zunächst eine Abwehrreaktion. Bei dieser wird immer das Duftbüschel ausgestülpt (passiv durch Binnendruck) und bei sexueller Erregung wird dann gleichzeitig Sekret abgegeben. Die Abwehr geht hierbei schließlich in ein "Anbieten" und damit in einen Teil der Balzhandlung über. Dieses ist jedoch nie mit einem gezielten Ausrichten des Abdomens auf ein Männchen hin oder einem Mitdrehen wie beim weiblichen Kaisermantel gekoppelt. Bei letzterem konnte ich die Anbietehaltung nur bei starker sexueller Erregung beobachten, nicht bei Abwehr.

Gonepteryx rhamni-Weibchen bewirken wohl mit einer Verhaltensweise zwei Dinge, je nachdem, ob Duft bei ihnen gebildet wird oder nicht: Die nichtduftenden Weibchen Abwehr, auch der arteigenen Männchen, die duftenden weiblichen Tiere

das Anzeigen des Vorhandenseins eines unbefruchteten, kopulationsbereiten Weibchens und sexuelles Anregen der Männchen bis zum Kopulationsniveau. Bei Argynnis paphia-Weibchen wurde hingegen zum Duftanbieten eine eigene Verhaltensweise entwikkelt. Nur Ansätze zum Anbieten von Sexualduft finden sich bei Tagpfauenaugenweibchen.

Zeichnungen zum Duftanbieteverhalten der drei untersuchten Schmetterlingsarten

Sie wurden, mit Ausnahme des Pfauenauges, nach Originalphotos von in Gefangenschaft gehaltenen Tieren ausgeführt, daher hängen sie am Substrat.

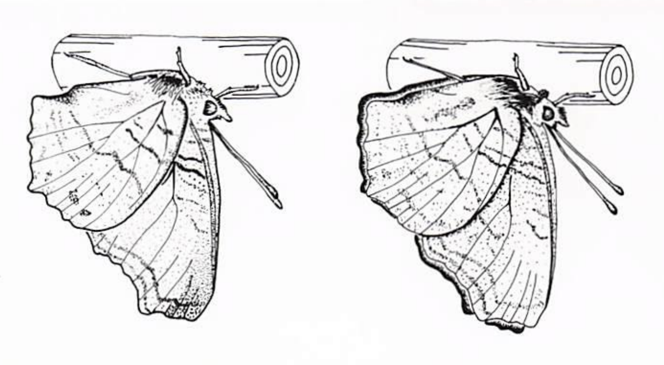


Abb. 77 Inachis io, natürl. Größe

Weibchen in Ruhehaltung.

Weibchen sehr stark sexuell erregt in Duftanbietehaltung. Die Flügel sind leicht geöffnet.

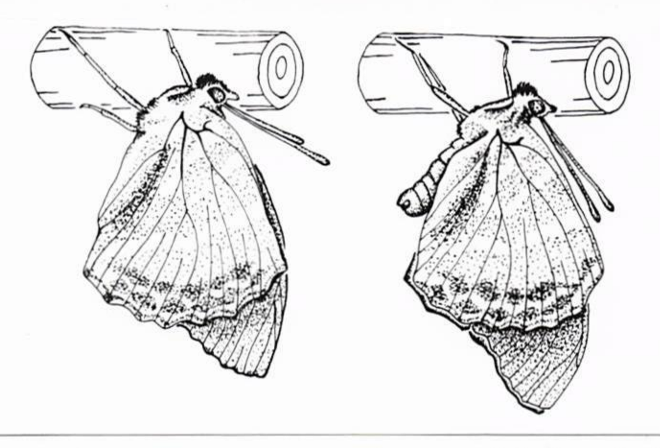


Abb. 78 Argynnis paphia, natürl. Größe

Weibchen in Ruhehaltung.

Weibchen stark sexuell erregt in Duftanbietehaltung. Das Abdomen ist angehoben und zeigt auf ein Männchen (nicht gezeichnet). Die Duftsäckchen (Einschnitt am Abdomenende) sind ausgestreckt.

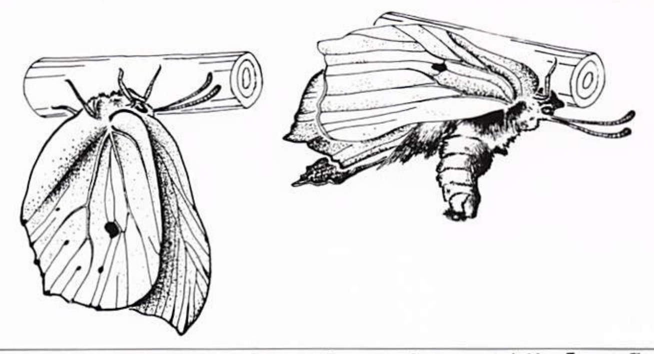


Abb. 79 Gonepteryx rhamni, natürl. Größe

Weibchen in Ruhehaltung.

Weibchen stark sexuell erregt, in Abwehr- bzw. Duftanbietehaltung. Die Flügel sind heruntergeklappt, das Abdomen fast rechtwinklig nach dorsal abgestellt und das Duftbüschel (Abdomenende) ausgestülpt.

Ich konnte nie beobachten, daß männliche Schmetterlinge etwa am Kopf eines Weibchens zu kopulieren versuchten. Außerdem wird das Abdomen des Männchens zur Kopulation immer in Richtung des weiblichen Abdomens gekrümmt. Eine Krümmung nach der anderen Seite war nie zu sehen. Die einfachste Erklärung hierfür wäre die, daß die Weibchen aus ihrer Kopulationsöffnung, dem Oviductus communis (Tagpfauenauge) oder äußeren Duftdrüsen (Kaisermantel) Duft abgeben, der von irgendwelchen Geruchsorganen am Abdomenende des Männchens perzipiert wird. Es wurden am Abdomenende von männlichen Lepidopteren jedoch noch keine Organe dieser Art gefunden.

Eine andere, wahrscheinlichere Erklärung ist die, daß die Männchen sich mit Hilfe ihrer Fühler chemisch orientieren. Ich konnte beobachten, daß jeweils eine Antenne (wenn das Männchen von rechts kommt die linke, wenn es von links kommt die rechte) an die Flügelunterseite nach hinten gerichtet angelegt wird. Die andere Antenne zeigt nach vorne und hat auch Kontakt mit dem Weibchenflügel.

So kann das Männchen zwischen den beiden Fühlern ein Duftgefälle wahrnehmen und krümmt sein Abdomen jeweils zu dem Fühler hin, der den stärksten Duft perzipiert. Hier befindet sich dann die weibliche Abdomenspitze. Hinzu kommt wohl noch eine mechanische Orientierung des Männchens mit Hilfe der Antennen. Danach packt es einige Male mit den Harpagonen zu, um die richtige Stellung zum Ostium bursae zu finden.

Beim Kaisermantelweibchen beschrieb ich die paarigen, lateralen Duftsäckchen, an denen bei s e x u e l l e r E r r e g u n g der Tiere Sekret zu sehen war, und untersuchte das Dorsalsäckchen, das bei b e f r u c h t e t e n Weibchen ein Sekret enthält.

In Attrappenversuchen ließ sich zeigen, daß die Drüsenzellen der lateralen Säckchen bei unbefruchteten Kaisermantelweibchen einen sexualen Lockstoff bilden. Aus Messungen der Drüsenzellkerne ergab sich, daß nach der Befruchtung der weiblichen Tiere die Aktivität der Drüsen, und damit die Sexualduftproduktion, rasch nachläßt. Entsprechend dem dadurch bedingten schnellen Nachlassen der Lockwirkung befruchteter Weibchen auf Männchen führen letztere bei vor mehreren Tagen befruchteten Schmetterlingen keine Kopulationsversuche mehr durch. Dies läßt sich in der Verhaltensbeobachtung auch nachweisen. Es zeigt sich hierbei aber weiterhin, daß Kaisermantelmännchen an frischkopulierten Tieren schon kein Interesse mehr aufweisen. Nach meinen Untersuchungen (Abb. 43) wird dann aber noch genügend Sexualduft produziert. Es läßt sich demnach wohl sagen, daß beim Kaisermantelweibchen nach erfolgter Befruchtung eine weitere Belästigung durch die Männchen vermieden werden soll. Dies scheint mindestens für die ersten Tage bis zur weitgehenden Degeneration der Sexualduftdrüsen der Duft des Spermatophorenmaterials im weiblichen Dorsalsäckchen zu bewirken.

VII ZUSAMMENFASSUNG

1. Es werden die Bedingungen zur experimentellen Balz- und Kopulationsauslösung bei Inachis io beschrieben.

2. Man kann vier verschiedene Verhaltensweisen von Weibchen dieser Art je nach ihrer sexuellen Erregung auf sich nähernde Männchen unterscheiden:

   a) aktive Wehr und Flucht (nicht kopulationsbereit)

   b) sehr schwache aktive Wehr und langsame Flucht (noch nicht kopulationsbereit)

   c) keine Gegenwehr, keine Flucht (kopulationsbereit)

   d) leichtes Entgegenkommen (selten; sehr kopulationsbereit).

3. Bei histologischen Untersuchungen fanden sich bei Tagpfauenaugenweibchen die schon von anderen Autoren beschriebenen Glandulae odoriferae und ein noch nicht bekanntes epidermales Drüsenfeld in der dorsalen Intersegmentalhaut zwischen dem 8. und 9. + 10. Segment.

4. Bei Verhaltensuntersuchungen des Kaisermantels Argynnis paphia konnte eine bisher bei weiblichen Lepidopteren unbekannte sexuelle Aktivität beschrieben werden. Die Weibchen "bieten" sich den Männchen "an".

5. Es wurden bei derselben Art zwei noch nicht bekannte laterale Ausstülpungen von Intersegmentalhaut zwischen 7. und 8. Segment gefunden. Diese werden histologisch untersucht und beschrieben.

6. In Attrappenversuchen zeigt es sich, daß diese Säckchen bzw. das Sekret ihrer Drüsenzellen einen Schlüsselreiz zur Auslösung von Balz und Kopulationsversuchen arteigener Männchen darstellen. Es wird demnach in ihnen ein Sexualduft produziert.

7. Kernmessungen von Drüsenzellen aus lateralen Duftsäckchen verschieden alter Kaisermantelweibchen ergeben, daß ihre Aktivität bei unbefruchteten Tieren bis etwa zum 6. Tag nach dem Schlüpfen rasch zunimmt, um dann wieder langsam abzufallen. Nach einer Kopulation erfolgt die Degeneration der Drüsenzellen sehr rasch, so daß die Sexualduftproduktion schnell zurückgeht.

8. Das von Urbahn (1913) beschriebene Dorsalsäckchen von Kaisermantelweibchen wird näher untersucht. Hierbei zeigt es sich, daß es bei der Kopulation mit Spermatophorenmaterial (ohne Spermatozoiden) gefüllt wird. Es dürfte anderen Männchen das Vorliegen eines befruchteten Weibchens, bzw. eines für sie uninteressanten Schmetterlings, anzeigen. Keinesfalls enthält dieses Säckchen Sexualduft, wie Urbahn vermutete.

9. Bei Gonepteryx rhamni-Weibchen wird ein "Duftanbieteverhalten" festgestellt, das aus der Abwehrreaktion zu bestimmten Zeiten hervorgeht.

10. Untersuchungen des Duftbüschels bei Weibchen dieser Art ergaben, daß bei ihnen nur überwinterte Tiere ein Duftsekret bilden.

VIII ABKÜRZUNGEN

Af.	After
B.c.	Bursa copulatrix
C.ad.	Corpus adiposum (Fettkörper)
Cu.	Cuticula
D.	Darm
Db.	Duftbüschel
Df.	Duftfalte
Dfs.	Duftsäckchen
di.M.	dickhäutige Membran (nicht sklerotisiert)
dor.Sä.	dorsales Säckchen
Drz.	Drüsenzellen
D.s.	Ductus seminalis
dü.M.	dünnhäutige Membran (nicht sklerotisiert)
Enc.	Endocuticula ⟩ Chitin
Exc.	Exocuticula ⟩ Chitin
Gl.o.	Glandulae odoriferae
Gl.seb.	Glandulae sebaceae (Klebdrüsen)
Hyp.	Hypodermis
Ish.	Intersegmentalhaut
K.	Zellkern
L.ab.	Laminae abdominales
Mf.	Muskelfasern
Nc.	Nucleolus
O.b.	Ostium bursae
O.c.	Oviductus communis
S.	Segment
Sch.	Schuppen
Schkr.	Schuppenkranz
Sgp.	Subgenitalplatte
Sk.	Duftsekretmatrix
So.	Sockel
St.	Stigma
Th.	Thorax
Tr.	Trachee
Va.	Vacuole

IX LITERATURVERZEICHNIS

(1) Barth, R.: Die männlichen Duftorgane einiger Argynnis-Arten.
Zool. Jb. Anat. 68, 331-362 (1944)

(2) Barth, R.: Herkunft, Wirkung und Eigenschaften des weiblichen Sexualduftstoffes einiger Pyraliden.
Zool. Jb. Physiol. 58, 297-329 (1937)

(3) Barth, R.: Die männlichen Duftorgane einiger brasilianischer Heliconiina.
Rio de Janeiro (1952)

(4) Barth, R.: Die Hautdrüsen des Männchens von Opsiphanes invirae isagoras Fruhst. (Lep., Brassolidae).
Zool. Jb. Anat. 72, 216-230 (1952)

(5) Barth, R.: Das Duftorgan eines Männchens der Gattung Eriopyga (Lep., Noctuidae, Hadeninae).
Rio de Janeiro (1951)

(6) Breyer, G.: Über die Orientierung der Raupe des Zitronenfalters (Gonepteryx rhamni).
Staatsexamensarbeit; Technische Hochschule Darmstadt (1957)

(7) Brower, Brower und Cranston: Courtship Behavier of the Queen Butterfly, Danaus gilippus berenice (Cramer).
Contribution No. 1, 068, Department of Tropical Research, New York Zoological Society.

(8) Burck, H. Chr.: Histologische Technik.
Georg Thieme Verlag, Stuttgart (1966)

(9) Butenandt, A.: Wirkstoffe des Insektenreiches.
Nova Acta Leopoldina; N.F. 17, 445-471 (1955)

(10) Butenandt, A.: Über Wirkstoffe des Insektenreiches. I.
Naturw. Rdsch. 7, 355-358 (1954)

(11) Butenandt, A.: Über Wirkstoffe des Insektenreiches. II. Zur Kenntnis der Sexual-Lockstoffe.
Naturw. Rdsch. 8, 457-464 (1955)

(12) Dalla Torre, v. K. W.: Die Duftapparate der Schmetterlinge.
Kosmos, Jahrg. 1885, Bd. II

(13) Eidmann, H.: Lehrbuch der Entomologie.
Verlag von Paul Parey, Berlin (1941)

(14) Freiling, H. H.: Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf den Schmetterlingsflügeln
Z.wiss.Zool. 92, 210-291 (1909)

(15) Haase, E.: Über sexuelle Charaktere bei Schmetterlingen.
Z. Entom. N.F. 9
(Wurde nur im Zitat gelesen.)

(16) Hannemann, H. J.: Zur Muskelfunktion der weiblichen Genitalsegmente von Argynnis paphia L. (Lep.).
Zool. Anz. 153, 149-154 (1954)

(17) Karlson, P. und Lüscher, M.: Pheromone. Ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse.
Naturwiss. 46, 63-64 (1960)

(18) Kühn, A. und Ilse, D.: Die Anlockung von Tagfaltern durch Pigmentfarben.
Biol. Zbl. 45, 144-149 (1925)

(19) Kükenthal, W.: Handbuch der Zoologie.
IV. Bd., 2. Hälfte, Erster Teil, Walter de Gruyter und Co. Berlin (1933 - 36)

(20) Lederer, G.: Die Naturgeschichte der Tagfalter, Teil II.
Alfred Kernen Verlag, Stuttgart-W. (1941)

(21) Lein, I.: Dissertation (unveröffentlicht)
Technische Hochschule Darmstadt

(22) Magnus, D.: Beobachtungen zur Balz und Eiablage des Kaisermantels Argynnis paphia L. (Lep., Nymphalidae).
Z. Tierpsychol. 7, 435-449 (1950)

(23) Magnus, D.: Methodik und Ergebnisse einer Populationsmarkierung des Kaisermantels.
Verh. dtsch. Entomol. Hamburg 1953, 187-197 (1954)

(24) Magnus, D.: Experimentelle Untersuchungen zur Bionomie und Ethologie des Kaisermantels Argynnis paphia L. (Lep. Nymph.).
Z. Tierpsychol. 15, 397-426 (1958)

(25) Magnus, D.: Sex Limited Mimicry II. Visual Selection in the Mate Choice of Butterflies.
Proc. XVI. Intern. Congr. of Zoology Washington D.C. 1963.4, 179-183 (1963)

(26) Meisenheimer, J.: Geschlecht und Geschlechter. I. Band.
Verlag von Gustav Fischer, Jena (1921)

(27) Myers, G.: Zur Orientierung der Raupe des Zitronenfalters (Gonepteryx rhamni, L.).
Staatsexamensarbeit; Technische Hochschule Darmstadt (1960)

(28) Petersen, B., O. Törnblom und N.-O. Bodin: Verhaltensstudien am Rapsweißling und Bergweißling (Pieris napi L. und Pieris bryoniae Ochs).
Behaviour 4, 67-84 (1952)

(29) Petersen, B. und O. Tenow: Studien am Rapsweißling und Bergweißling (Pieris napi L. und Pieris bryoniae O.). Isolation und Paarungsbiologie.
Zoll. Bidr. Uppsala 30, 169-198 (1954)

(30) Romeis, B.: Mikroskopische Technik.
Verlag R. Oldenbourg, München (1948)

(31) Siebold, v. C. Th.: Die Spermatozoen der wirbellosen Tiere.
4. Teil: Die Spermatozoen in den befruchteten Insektenweibchen.

Arch. f. Anat. und Physiol. 392-433 (1837)
(Wurde nur im Zitat gelesen.)

(32) Stein, G.: Über den Feinbau der Mandibeldrüse von Hummelmännchen.

Z. Zellforsch. 57, 719-736 (1962)

(33) Stein, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (Pyrrhocoris apterus L., Geocorisae)
I. Mitteilung: Zur funktionellen Morphologie der Drüsenzelle.

Z. Zellforsch. 74, 271-290 (1966)

(34) Stein, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (Pyrrhocoris apterus L., Geocorisae)
II. Mitteilung: Das ableitende Kanalsystem und die nichtdrüsigen Anteile.

Z. Zellforsch. 75, 501-516 (1966)

(35) Stein, G.: Über den Feinbau der Duftdrüsen von Feuerwanzen (Pyrrhocoris aperus L., Geocorisae)
Die 2. larvale Abdominaldrüse.

Z. Zellforsch. 79, 49-63 (1967)

(36) Steinbrecht, R. A.: Die Abhängigkeit der Lockwirkung des Sexualduftorgans weiblicher Seidenspinner (Bombyx mori) von Alter und Kopulation.

Z. vergl. Physiol. 48, 341-356 (1964)

(37) Terofal, F.: Zum Problem der Wirtsspezifität bei Pieriden (Lep.).

Mitt. München. ent. Ges. 55, 1-76 (1965)

(38) Tinbergen, N.: Die Balz des Samtfalters, Eumenis (= Satyrus) semele (L.).

Z. Tierpsychol. 5, 182-226 (1941)

(39) Treusch, H. W.: Untersuchungen zur Histologie und Funktion der weiblichen Duftdrüsen bei Tagpfauenauge Inachis io L. und Kaisermantel Argynnis paphia L. (Lep., Nymphalidae).
Staatsexamensarbeit; Technische Hochschule Darmstadt (1967)

(40) Treusch, H. W.: Bisher unbekanntes gezieltes Duftanbieten paarungsbereiter Argynnis paphia-Weibchen.
Naturwiss. 22, 592 (1967)

(41) Urbahn, E.: Abdominale Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge.
Jena Z. Naturw. 50, 277-358 (1913)

(42) Vielmetter, W.: Die Temperaturregulation des Kaisermantels in der Sonnenstrahlung.
Naturw. 41, 535-536 (1954)

(43) Vielmetter, W.: Physiologie des Verhaltens zur Sonnenstrahlung bei dem Tagfalter Argynnis paphia L.
J. Insect. Physiol. 2, 13-37 (1958)

(44) Weber, E.: Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner.
VEB Gustav Fischer Verlag, Jena (1957)

(45) Weidner, H.: Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Genitalapparates der weiblichen Lepidopteren.
Zeitschr. f. angew. Ent. 21, 239-290 (1934)

Eidesstattliche Erklärung

Hierdurch erkläre ich an Eides Statt, daß ich meine Dissertation selbständig und nur mit den angegebenen Hilfsmitteln angefertigt, und daß ich noch keinen Promotionsversuch unternommen habe.

Darmstadt, den 16. November 1971

Helgo W. Treusch

Lebenslauf

Am 21. November 1940 wurde ich, Helgo Wilhelm Treusch, als Sohn des Oberingenieurs Dr.-Ing. Wilhelm Treusch und seiner Ehefrau Friedel geb. Ludwig in Essen geboren.

Meine früheste Kindheit verbrachte ich in Essen. Von meinem vierten Lebensjahr an wohnte ich in Ueberau, Kreis Dieburg, wo ich im Herbst 1946 in die Volksschule eintrat. Ich besuchte sie bis Ostern 1952. Anschließend trat ich in das Realgymnasium Groß-Bieberau im Odenwald ein, von wo aus ich im Herbst 1957 in die Max-Planck-Schule, Gymnasium Groß-Umstadt, überwechselte. Nachdem ich ein halbes Jahr später dort die mittlere Reife erlangt hatte, wurde ich wegen Krankheit für die Dauer eines Jahres vom Schulbesuch beurlaubt. Im Februar 1963 verließ ich die Max-Planck-Schule mit dem Zeugnis der Reife.

Am 8. April 1963 wurde ich von der Technischen Hochschule Darmstadt aufgenommen und kurz darauf immatrikuliert. Hier studierte ich an der Fakultät für Chemie, Biologie, Geologie und Mineralogie die Fächer Biologie und Erdkunde für das Lehramt an Gymnasien.

1966 heiratete ich die Verwaltungsangestellte Edith Jung.

Im Februar 1967 legte ich die Allgemeine Prüfung für das Lehramt an Gymnasien in Philosophie ab und im Wintersemester 1967/68 die Wissenschaftliche Prüfung in den Fächern Zoologie, Botanik und Erdkunde.

Unter der Leitung von Prof. Dr. D.B.E. Magnus begann ich schon während meines Studiums mit der Arbeit an meiner Dissertation, mit der ich mich von März 1968 bis März 1969 ausschließlich beschäftigte. Sie wurde neben der Referendarzeit am Studienseminar II für das Lehramt an Gymnasien Darmstadt -1.3.1969 bis 9.7.1970- und meiner anschließenden Tätigkeit als Studienassessor an einem Darmstädter Gymnasium an der Technischen Hochschule Darmstadt weitergeführt.